

Über den Einfluß
verschiedener Salze auf das
rheologische Verhalten
von Muskelbreien

Georg Bentele

Aus dem Institut für Nahrungsmittelkunde der
Tierärztlichen Fakultät der Universität München
Komm. Vorstand: Prof. Dr. H. S e d l m e i e r

Über den Einfluß verschiedener Salze auf
das rheologische Verhalten von Muskelbreien

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der veterinärmedizinischen Doktorwürde der
Tierärztlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität
München

von
Georg Bentele
aus
Welden bei Augsburg

München 1958



Gedruckt mit Genehmigung der Tierärztlichen Fakultät
der Universität München

Dekan: Professor Dr. K. Z i p f

Referent: Professor Dr. H. S e d l m e i e r

Tag der Promotion: 26. Februar 1958

Inhaltsverzeichnis

Seite:

A. Einleitung	1
B. Literaturbesprechung	2
I. Definitionen	2
1. Newtonsches Fließen	2
2. nicht-Newtonsches Fließen	3
a) Strukturviskosität	3
b) Bingham'sche Körper	3
α) Thixotropie	4
β) Rheopexie	4
II. Theorie des Fließens	5
III. Die Viskosität hochmolekularer Systeme	6
1. extrem verdünnter Lösungen	6
a) sphäromakromolekularer Stoffe	7
b) linearmakromolekularer Stoffe	8
2. verdünnter Lösungen	10
3. konzentrierter Lösungen	10
4. der Einfluß des Geschwindigkeitsgefälles	11
5. der Einfluß der Temperatur	13
6. die Polyelektrolyte	13
IV. Viskosimeter	14
1. Kapillarviskosimeter	15
2. Fallkörperviskosimeter	15
3. Bandviskosimeter	15
4. Rotationsviskosimeter	16
V. Die Muskelproteine	16
1. das L-Myosin	17
2. das Aktin	20

	Seite:
3. das Tropomyosin	22
4. das Aktomyosin	23
a) allgemeine Eigenschaften	23
b) die Wirkung der ATP auf das Aktomyosin	24
c) die Adenosintriphosphatase	27
VI. Die Vorgänge, die im Muskel zur Ausbildung der Totenstarre führen	29
VII. Der Fleischbrei	30
1. seine rheologischen Eigenschaften	31
2. der Einfluß verschiedener Salze auf die rheologischen Eigenschaften des Fleischbreies	32
C. Eigene Untersuchungen	34
I. Material und Methodik	34
II. Versuche und ihre Ergebnisse	36
1. der Einfluß verschiedener Salze auf die Rheologie des Bräts	36
2. die Phosphatwirkung in Brät aus schlachtwarmem Fleisch	39
3. die Temperaturabhängigkeit der Phosphatwirkung im Brät	42
4. Viskositätsänderungen durch kondensierte Phosphate bei verschieden stark gesalzenen Fleischbreien	44
D. Diskussion	46
E. Zusammenfassung	50
F. Literaturverzeichnis	52
Lebenslauf	72

A. Einleitung

Bei der Brühwurstfabrikation erfordert die Brätherstellung in besonderem Maße handwerkliches Können und eine reiche Erfahrung. Das Brät muß eine ganz bestimmte Beschaffenheit aufweisen, damit beim Brühen die gewünschte zusammenhängende Koagulation des Muskeleiweißes zustandekommt. Diese Beschaffenheit stellt der Metzger durch Prüfen mit der Hand durch den sogenannten Metzgergriff fest, wobei insbesondere das Fließverhalten, die Haftfähigkeit, der Glanz und die Streichfähigkeit des Brätes geprüft werden. Bei einer solchen subjektiven Prüfung ist naturgemäß mit gewissen Schwankungen zu rechnen, die in der Qualität des Endproduktes zum Ausdruck kommen. Nicht selten wurden dadurch auch Fehlfabrikate verursacht. In großen fleischverarbeitenden Betrieben, wo die Brühwurstfabrikation durch Rationalisierung in möglichst viele Einzelverrichtungen zerlegt ist, stellt diese herkömmliche Art der Brätherstellung nicht nur eine gewisse Hemmung des Arbeitstempes dar, sondern überantwortet auch die Qualität der gesamten Produktion der subjektiven Beurteilung einer oder nur weniger Personen. Einige Fleischfabriken suchen diese subjektive Seite dadurch auszuschalten, daß sie das Brät unter weitgehender Zurückstellung laufender Konsistenzprüfungen bei konstanter Wasserschüttung in Feinstzerkleinerungsmaschinen herstellen. Ein völliger Verzicht auf die Konsistenzprüfung birgt jedoch ebenfalls gewisse Gefahren in sich, weil die Eigenschaften des Fleisches in Bezug auf Bindefähigkeit für eine konstante Menge Wasser großen Schwankungen unterliegen und nach den Erfahrungen der Praxis zwischen der Bindefähigkeit und der Bindigkeit des Brätes doch enge Beziehungen bestehen müssen. Es liegt daher auch nahe, den Zusammenhang zwischen Brätbeschaffenheit und Qualität des Endproduktes in exakten Untersuchungen zu studieren. Das Institut für Nahrungsmittelkunde der Tierärztlichen Fakultät der Universität München hat daher in den Rahmen von Studien über das Verhalten des Fleisches bei der Verarbeitung auch Studien über Beziehungen zwischen dem Fließverhalten des Brätes und dessen zusammenhängender Koagulation einbezogen. Mir wurde dabei als Basis für weitere Untersuchungen die Aufgabe übertragen, die rheologischen Eigenschaften des Brätes unter dem Einfluß verschiedener Salze zu untersuchen.

B. Literatur

I. Definitionen

Die Rheologie ist die Lehre vom Fließverhalten der Stoffe und befaßt sich deshalb vor allem mit deren Viskosität. Mit der Viskosität allein ist jedoch das Fließverhalten eines Stoffes noch nicht erschöpfend charakterisiert, da auch verschiedene physikalische Zustandsbedingungen wie Druck, Temperatur, Geschwindigkeit, Beanspruchungsdauer und bei Lösungen besonders die Konzentration das Fließverhalten mitbestimmen können.

Um das Gebiet der Rheologie besser übersehen zu können, unterteilt es R e i n e r (167) in eine Makrorheologie, worunter er alles Fließen versteht, wie es sich dem unbewaffneten Auge dartut, und in eine Mikrorheologie, die versucht, aus dem rheologischen Verhalten der einzelnen Komponenten auf das des komplexen Systems zu schließen. Die erste und berühmteste mikrorheologische Forschertat war Einsteins Ableitung der Viskosität für eine Suspension (44, 45).

1. Newton'sches Fließen

P h i l i p p o f f (157) gibt für die Viskosität, die auch als innere Reibung oder Zähigkeit bezeichnet wird, folgende Erklärung: "Ideale Flüssigkeiten ändern ihre Form verlustlos, sie sind jedoch eine mathematische Fiktion. Bei realen Flüssigkeiten ist jede Deformation grundsätzlich mit einem Energieaufwand verbunden, der mathematisch als Viskosität bezeichnet wird".

Nach N e w t o n ist die innere Reibung (η) als das Verhältnis einer Kraft definiert, die an einer Ebene von 1 qcm angreift, zu dem dieser Fläche erteilten Geschwindigkeitsanstieg gegenüber einer feststehenden Ebene in einer Entfernung von 1 cm, mit anderen Worten, das Verhältnis von Schubspannung (τ) zur Deformationsgeschwindigkeit, d.h. zum Geschwindigkeitsgefälle (D). Als Maß ist die Bezeichnung P o i s e *) gebräuchlich. 1/100 P (oise) entspricht 1 cP (Centi-Poise) und ist etwa die Viskosität des Wassers bei 20° C (169).

Stoffe, deren Fließverhalten dem Newton'schen Postulat genügen ($\eta = \frac{\tau}{D}$), wer-

*) Der Ausdruck Poise ist zu Ehren von Poiseuille eingeführt worden.

den auch als Newton'sche Körper bezeichnet. Dieses Fließverhalten zeigen in der Regel jedoch nur molekulardisperse Flüssigkeiten (207).

2. Nicht-Newton'sches Fließen

Eine große Zahl von Stoffen zeigt vom Newton'schen Fließen ein abweichendes Verhalten, das daher als nicht-Newton'sches Fließverhalten bezeichnet wird (141). Die Viskosität solcher Stoffe ist nicht konstant, weil sich das Verhältnis $\frac{\tau}{D}$ mit Änderung der Schubspannung bzw. des Geschwindigkeitsgefälles verändert. Um das Fließverhalten solcher Stoffe genau zu charakterisieren, genügt also nicht ein einzelner Viskositätswert, sondern sein Fließverhalten ist über einen möglichst großen Bereich verschiedener Geschwindigkeitsgefälle oder Schubspannungen zu untersuchen (157). Charakteristische Materialgrößen der nicht-Newton'schen Flüssigkeit sind die Anfangsviskosität η_0 , d.h. die Viskosität für verschiedenes Gefälle, die asymptotische oder Endviskosität η_∞ und das Schubspannungsintervall, in dem der Übergang von η_0 zu η_∞ stattfindet (155).

a) Strukturviskosität

Frühzeitig wurde erkannt, daß die Viskosität vieler Stoffe bei zunehmender Schubspannung bzw. mit steigendem Geschwindigkeitsgefälle abnimmt. Ostwald (142) bezeichnete dieses "anomale Fließen" als Strukturviskosität. Er wies auf die weite Verbreitung dieser hydrodynamischen Besonderheit hin und sah in ihrem Auftreten einen sicheren Hinweis dafür, daß es sich um ein kolloides oder grobdisperses System handelt (142). Die rheologischen Eigenschaften einer strukturviskosen Substanz kann man am besten aus ihrer Fließkurve ersehen, d.h. der graphischen Darstellung der Funktion $D = f(\tau)$.

Sie beginnt allgemein mit einer Newton'schen Anfangsviskosität (η_0), um bei entsprechend hohem Geschwindigkeitsgefälle wieder in eine Newton'sche Endviskosität (η_∞) überzugehen (141, 154, 155, 157).

b) Bingham'sche Körper

Wenn Stoffe, die einer Schubspannung unterworfen werden, sich unterhalb eines bestimmten Wertes der Fließgrenze nur elastisch deformieren (τ_f), aber nicht fließen, so wird dies als "plastisches Fließen" bezeichnet (141,

167). Für Stoffe, die sich oberhalb des Grenzwertes dann aber wie Newton'sche Körper verhalten, hat B i n g h a m (23) die Beziehung $\dot{\gamma}' = \frac{\tau - \tau_f}{D}$ aufgestellt und dafür den experimentellen Beweis geliefert (τ_f = Grenzschubspannung; $\dot{\gamma}'$ = Plastizität). Das Fließverhalten, welches diesem Ansatz genügt, wird als "bingham'sches plastisches Fließen" bezeichnet. Andere Körper, die zwar ebenfalls eine Fließgrenze haben, deren Fließvorgang aber nicht der Beziehung $\dot{\gamma} = \frac{\tau}{D}$ folgt, werden nach O l d r o y d (140) als "nicht-Bingham'sche plastische Körper" bezeichnet.

c) Thixotropie und Rheopexie

Wirkt auf gewisse Körper eine gleichbleibende Schwerkraft, also ein gleichbleibendes Geschwindigkeitsgefälle ein, so kann es auch während der Einwirkungsdauer zu Änderungen der Viskosität kommen.

(A) Thixotropie

Manche Gele, die aus Fadenmolekülen aufgebaut sind, lassen sich durch Schütteln oder Rühren verflüssigen und nehmen in der Ruhe wieder ihre ursprüngliche Beschaffenheit an. Dieser Vorgang ist beliebig oft wiederholbar. Die Viskosität solcher Körper fällt beim konstanten Geschwindigkeitsgefälle erst nach einer bestimmten Zeit auf einen gleichbleibenden Wert. F r e u n d - l i c h (60) und O s t w a l d (145) bezeichnen diesen Vorgang als Thixotropie und definieren ihn als eine reversible, isotherme Sol-Gelumwandlung. W i n k l e r (217) glaubt, daß die Ordnung der Teilchen in der Gallerte eine viel größere ist, als im Solzustand. Im Laufe der Scherbeanspruchung wird jedoch die Ordnung der Teilchen weitgehend zerstört (157).

(B) Rheopexie

B u g l i a (32) und W i e g n e r (216) haben 1908 beim Homogenisieren von Milch eine Viskositätssteigerung festgestellt. Bei der technischen Bearbeitung von Tonsuspensionen fanden O s t w a l d und P i e k e n b r o c k (143) ebenfalls Viskositätssteigerungen. Sie nennen diese Erscheinung Rheopexie.

II. Theorie des Fließens

Das Fließen eines Stoffes besteht darin, daß die Moleküle durch die Einwirkung einer äußeren Kraft gegeneinander verschoben werden.

In einer Flüssigkeit ist die Dichte so groß, daß jeder Transport allein durch freie Bewegung der Moleküle über längere Strecken ausgeschlossen ist. Infolge statistischer Schwankungen weiten sich jedoch die kleinen intermolekularen Zwischenräume von Zeit zu Zeit auf, wodurch die Abwanderung eines Moleküls möglich wird (58, 155). Dies geschieht um so leichter, je größer der unbesetzte Raum in der Flüssigkeit ist. Die Beweglichkeit ist somit dem freien Raum direkt proportional (155). E y r i n g s (50) Theorie des Fließens basiert darauf, daß er annimmt, jedes Molekül in einer Flüssigkeit befinde sich in einer stabilen Gleichgewichtslage. Zu einem Ortswechsel ist es erst dann befähigt, wenn es den trennenden Potentialberg erklimmen kann. Mit anderen Worten, um in eine Nachbarlage überspringen zu können, muß es eine entsprechende Energie, die Aktivierungsenergie, zur Verfügung haben. Je höher der zu erklimmende Potentialberg ist, desto geringer ist die Zahl der Sprünge und um so zäher ist die Flüssigkeit. E w e l l (49) erweiterte diese Theorie auf die Fadenmoleküle, bei denen er den Sprung eines Segmentes für wahrscheinlicher hält als die Verlagerung einer ganzen Kette (52, 102). F l o r y (52) konnte dafür in einer Reihe von Versuchen den experimentellen Beweis erbringen. Da jedoch die Kettenlänge einerseits die Beweglichkeit der einzelnen Segmente in der Kette beeinflusst und es andererseits von einer bestimmten Länge ab zur Verflechtung mit anderen Ketten kommt, ist die Beweglichkeit der Segmente von der Kettenlänge abhängig. K a u z m a n n und E y r i n g (102) erfaßten dies formelmäßig, wobei $\eta = \frac{F}{f}$ (F = Funktion der Kettenlängen und I = die Häufigkeit).

Die Funktion (F) ist dabei temperaturabhängig und für alle langen und beweglichen Kettenmoleküle gleich (30, 54), während I bei steigender Temperatur infolge des Energiezuwachses größer wird. Darüber hinaus hängt I aber auch noch vom freien Volumen ab (30, 37, 54), das sich ebenfalls mit der Temperatur ändert (58).

Nach der E y r i n g 'schen Theorie vollzieht sich nun das Fließen unter dem Einfluß einer Scherkraft so, daß die Energieschranke für die Segmentsprünge in Richtung der Scherspannung abnimmt, während sie in der entgegengesetzten Richtung größer wird (50).

Genauere Untersuchungen an Flüssigkeiten ergaben, daß die Reaktion einer im

Gleichgewicht befindlichen Flüssigkeit auf eine Scherkrafteinwirkung eine doppelte ist. Jedes Molekül erleidet gegenüber seiner Ausgangsstellung eine Ortsveränderung, die als "elastische Deformation" bezeichnet wird, weil nach dem Verschwinden der Scherkraft die Moleküle der Flüssigkeit ihre Ausgangsstellung wieder einzunehmen versuchen. Dies gelingt jedoch nur unvollständig, weil die zweite Wirkung der Scherkraft ein Fließvorgang ist, der in der Überwindung des Widerstandes der Flüssigkeit gegen das Fließen besteht. Der dafür verbrauchte Energieanteil kann nicht mehr zurückgewonnen werden, weil er sich in Wärme verwandelt hat (61).

III. Die Viskosität hochmolekularer Systeme

1. Die Viskosität extrem verdünnter Lösungen

Der Fließvorgang hochmolekularer Systeme hängt eng zusammen mit der Konfiguration und Bewegung des einzelnen Moleküls, der Molekülstruktur und den intermolekularen Kräften. Um den Einfluß des einzelnen Moleküls auf die Viskosität seiner Lösung studieren zu können, wurden stark verdünnte Lösungen (0,001 g/cm³) gewählt, weil dadurch zusätzliche Wirkungen durch intermolekulare Kräfte ausgeschlossen bleiben.

Während früher vielfach die absolute oder relative Viskosität ($\eta_r = \frac{\eta}{\eta_e}$, worin η = Viskosität der Lösung und η_e = Viskosität des Lösungsmittels) (155, 186) für die Charakterisierung von Lösungen herangezogen wurden, empfehlen S t a u d i n g e r und H e u e r (185) dafür die spezifische Viskosität, definiert als $\eta_{sp} = \eta_r - 1 = \frac{\eta - \eta_e}{\eta_e}$. Dies ist die Viskositäts-
erhöhung, die ein gelöster Stoff in einem Lösungsmittel hervorruft. Die spezifische Viskosität ändert sich mit der Konzentration der Lösung und wird zweckmäßig auf die Konzentration g/l bezogen. Dieser Wert η_{sp}/c wird als $Z\eta$ = die Viskositätszahl einer Lösung eines makromolekularen Stoffes bezeichnet (175, 186, 187). In der anglikanischen Literatur hat sich der von K r ä m e r und L a n s i n g (108) geprägte Ausdruck "intrinsic viscosity" [η] (= Eigenzähigkeit) eingebürgert. Während die Viskositätszahl $Z\eta = \eta_{sp}/c$ die Dimension 1 . g⁻¹ hat, wird bei der intrinsic viscosity die Dimension 100 ml . g⁻¹ verwendet.

a) Viskosität von Lösungen sphäromakromolekularer Teilchen

Die Viskosität von gelösten Sphärokolloiden läßt sich nach der von E i n s t e i n (44, 45) eingeführten hydrodynamischen Betrachtungsweise berechnen. Voraussetzung dafür ist jedoch, daß die Teilchen nicht solvatisiert sind, also starre Gebilde darstellen. Darüber hinaus sollen die Teilchen gegenüber den Molekülen des Lösungsmittels so groß sein, daß das Lösungsmittel als Kontinuum zu betrachten ist. Das Lösungsmittel muß allseitig an dem gelösten Teilchen haften und die Teilchen dürfen sich nicht gegenseitig beeinflussen (44). Durch die fremden Teilchen wird die Strömung gestört und die Viskosität erhöht. Diese Störung ist nach E i n s t e i n um so größer, je größer der Volumenanteil der dispersen Phase ist. Die Gesetzmäßigkeit für die Berechnung der Viskosität sphäromolekularer Stoffe fand E i n s t e i n in der Konstanten $K = 0,0025$. Die spezifische Viskosität errechnet sich dann:

$$\eta_{sp} = K \cdot c_v$$

worin c_v die Volumenkonzentration (cm^3/l) ist.

Die relative Viskosität läßt sich nach $\eta_r = 1 + K c_v$ rechnerisch ermitteln. Auf experimentellem Wege fanden S t a u d i n g e r und M. S t a u d i n g e r (187) bei Lösungen sphäromolekularer Stoffe die Viskositätszahl $Z\eta = \eta_{sp}/c$ in einem großen Konzentrationsbereich konstant. Bezieht man die spezifische Viskosität statt auf die Konzentration g/l auf die Volumenkonzentration, so ergibt sich aus den Untersuchungen S t a u d i n g e r s und seiner Mitarbeiter die Bestätigung der von E i n s t e i n errechneten Gesetzmäßigkeit ($Z\eta = K \cdot P$; $K = 0,0025$). Es ist bemerkenswert, daß auch Sphäroproteine wie Ovalbumin den von E i n s t e i n berechneten K-Wert aufweisen, denn K müßte, wie schon E i n s t e i n (187) angibt, infolge Solvation einen größeren Wert haben. Aus den experimentell ermittelten Daten ist zu schließen, daß die kugeligen Proteinteilchen sehr kompakt sind und daher praktisch nicht quellen (188).

Dem steht allerdings die Beobachtung von P o l s o n (162) gegenüber, der bei einem kugeligen Protein (Hämocyanin) eine größere Viskositätszahl fand, als nach dem E i n s t e i n'schen Gesetz zu erwarten wäre. Wahrscheinlich ist dies durch eine beträchtliche Quellung bzw. Solvation der Hämocyaninmoleküle bedingt. Dagegen fand P o l s o n einen quadratischen Zusammenhang zwischen Viskositätszahl und dem Achsenverhältnis (162).

b) Die Viskosität von Lösungen linearmakromolekularer Teilchen

Im Gegensatz zum Verhalten der sphäromolekularen Stoffe nimmt bei linearmolekularen Stoffen die Viskositätszahl $Z\eta = \eta_{sp}/c$ mit steigender Konzentration zu. Zur Charakterisierung eines solchen Stoffes ermittelt man daher den $\lim_{c \rightarrow 0} \eta_{sp}/c$ - Wert durch graphische Extrapolation (187). Dieser $\lim_{c \rightarrow 0} \eta_{sp}/c$ - Wert hat aber nicht in allen Lösungsmitteln die gleiche Höhe. In guten Lösungsmitteln ist der $Z\eta$ - Wert höher als in schlechten Lösungsmitteln. In einem gewissen Umfange hängen die $Z\eta$ - Werte vom Solvationsvermögen des Lösungsmittels ab (187). Auch die Molekülgestalt ändert sich meist mit dem Lösungsmittel. In einem guten Lösungsmittel können die Fadenmoleküle in einer Zick-zack-Konfiguration vorliegen, während sie in einem schlechten Lösungsmittel stark geknäuelte, ja sogar als kompakte Teilchen anzutreffen sind. Bei einer mittleren Löslichkeit zeigen sie wahllose Knäuelformen (61).

Philippoff (157) stellte an einzelnen niedermolekularen Verbindungen, insbesondere an Paraffinderivaten, ein Ansteigen der Viskosität mit zunehmender Kettenlänge fest.

Staudinger und Heuer (185) fanden auch bei Studien an polymerhomologen Reihen, daß die Viskositätszahl mit dem Polymerisationsgrad ansteigt. Für die Viskositätszahl ist also in erster Linie die Kettenlänge und nicht etwa eine besonders starke Solvation verantwortlich. Staudinger (186) gelang es dann auf Grund umfangreicher Untersuchungen festzustellen, daß die Viskositätszahl polymerhomologer linearer Makromoleküle proportional dem Polymerisationsgrad ansteigt (185).

$$Z\eta = K \cdot P$$

Es zeigte sich jedoch, daß eine ganze Reihe von Fadenmolekülen eine solche Proportionalität vermissen läßt. Deswegen fordert Kuhn (109) die allgemein gültigere Form: $Z\eta = K \cdot P^a$. Houwink (91) wies ihre Brauchbarkeit für die Deutung experimenteller Meßreihen nach. Die Konstanten K und a sind abhängig vom Lösungsmittel und der Temperatur, nicht jedoch von der Konzentration. Die Viskositätszahl nimmt mit der Güte des Lösungsmittels zu (91, 186). Durch Temperatursteigerung sind im allgemeinen die Eigenschaften eines schlechten Lösungsmittels zu verbessern, so daß auch dadurch eine Erhöhung der Viskositätszahl eintritt (55, 57, 176). Die Konstante a ist auch nicht gänzlich unabhängig vom Molekulargewicht, sondern nimmt mit steigendem Polymerisationsgrad langsam ab (155, 187).

Ostwald (146) glaubt folgenden Zusammenhang sehen zu können: Die Vis-

kositätszahl steigt bei den Monomeren überproportional zum Polymerisationsgrad an, geht dann in einem mehr oder weniger ausgeprägten Bereich in eine direkte Proportionalität über. Daran schließt sich dann eine Proportionalität mit einem von $1 - 0,5$ fallenden Exponenten an.

Welchen Einfluß gerade die Gestalt der Fadenmoleküle auf die Viskositätszahl hat, konnte K u h n (110) an den beiden Extremfällen des "völlig frei durchspülten" und des "undurchspülten Knäuels" deutlich machen. Das "völlig frei durchspülte Knäuel", ein Fadenmolekül, dessen Kettenglieder das Durchströmen des Lösungsmittels nicht hindern (109), folgt bei hohem Polymerisationsgrad dem "linearen Staudingerschen Gesetz" $Z\eta = K \cdot P$ (88, 110, 111, 112, 113). H u g g i n s (93) leitete dies als erster für das starre Knäuel ab. W. K u h n und H. K u h n (110), H e r m a n s (88) u.a. konnten die Richtigkeit dieser Annahme auch unter allgemeineren Voraussetzungen bestätigen. Allerdings muß das Molekül sehr viele Kettenglieder besitzen und die Steifheit der Kette muß gering sein. P e t e r l i n (155) wendet dagegen ein, daß dann die Knäuelung aber wieder beträchtlich wird und die Voraussetzung eines "völlig frei durchspülten Knäuels" wohl nicht mehr ganz aufrechterhalten werden kann.

Beim "völlig undurchspülten Knäuel", einem Molekül dessen Fadencharakter ganz verloren gegangen ist und dessen Kettenglieder das Innere des Knäuels gegen die Strömung abschirmen (110) und das Lösungsmittel im Innern "immobilisieren", wie schon v. S m o l u c h o w s k i (179) und O s t w a l d (144) annahmen, wächst die Viskosität nur noch proportional zur Wurzel des Molekülgewichtes an (156).

Die Viskosität des "teilweise durchspülten Knäuels" hält sich dann folgerichtig zwischen den beiden Extremfällen (127). F l o r y (53) fand für das undurchspülte Knäuel einen viel rascheren Anstieg der Viskosität als proportional zu P . Er konnte dies gemeinsam mit F o x (57) an einer Reihe von Versuchen an Polystyrenen und Polyisobutylenen beweisen. Den Grund dafür sieht er in einer Rotationsbehinderung infolge Solvation, Raumbeanspruchung und Wechselwirkung entfernterer Kettenglieder.

Neben den bereits genannten Einflüssen hängt die Konstante K des Staudingerschen Viskositätsgesetzes auch von der Heterogenität der Hochpolymeren ab (59).

K u h n und K u h n (114) und neuerdings auch F o x, G r a t c h und L o s h a e k (58) fanden, daß bei verzweigten Fadenmolekülen, die auf

Grund des Polymerisationsgrades zu erwartende Viskositätszahl Z_0 gegenüber den unverzweigten niedriger ist. Sie nehmen als Grund dafür an, daß das Molekül kompakter ist.

2. Die Viskosität verdünnter Lösungen

Der Theorie der "intrinsic viscosity" liegt die Annahme zu Grunde, daß die gesamte Viskositätswirkung die Summe der Einzelwirkungen der gelösten Teilchen darstellt (44, 45). Bei Steigerung der Konzentration läßt sich jedoch diese Annahme nicht länger aufrechterhalten. Betrachtet man nämlich die unmittelbare Umgebung eines gelösten Teilchens, dem sich ein anderes immer mehr nähert, so ist zu beobachten, daß ehe es zu einer tatsächlichen Berührung kommt, sich die Strömungsbilder beider Teilchen schon längst überlagert haben (61). Dies hat zur Folge, daß an manchen Punkten die Strömungsgeschwindigkeit des Lösungsmittels zunimmt, an anderen aber abnimmt (61). Beim Versuch, dieses Problem für kugelige Teilchen quantitativ zu lösen, fanden Guth und Simha (70) für die relative Viskosität eine quadratische Abhängigkeit von der Volumenkonzentration. Die Größe der Überlagerung des Strömungsbildes hängt sowohl von der Gestalt der gelösten Teilchen, als auch von ihrer Orientierung ab (61, 70).

Daneben kommt es bei genügender Konzentration zur Ausbildung von Aggregationen, die aber von der Größe des Geschwindigkeitsgefälles abhängen (39). Neben der Häufigkeit der Aggregationen spielt auch deren räumliche Ausbildung für die Gesamtviskosität eine Rolle (61). Die Aggregationen können von verschieden langer Dauer sein, im allgemeinen stellt sich ein Gleichgewicht zwischen den doppelten und den einzelnen Teilchen ein. Bei höherer Konzentration kommt es zum Aneinanderliegen von drei und mehreren Molekülen (83). Diese Aggregationen lassen die Viskosität im Quadrat der Teilchenkonzentration ansteigen (61).

3. Die Viskosität konzentrierter Lösungen

Sind die Linearmoleküle in einer Lösung so hoch konzentriert, daß die einzelnen Teilchen dicht gepackt sind, so sollte ein plötzliches und starkes Ansteigen der Viskosität erwartet werden können, weil dann keine Beweglichkeit der Teilchen mehr gegeben ist. Schon bei verdünnten Lösungen werden Aggregationen festgestellt, die eine Abweichung vom Newton'schen Fließver-

halten bedingen (39, 61, 128). Konzentrierte Suspensionen und Lösungen bilden jedoch schon lange vor Erreichen der kritischen Konzentrationen dreidimensionale Netzwerke, die weit mehr Flüssigkeit immobilisieren können als Längsaggregationen. Bei Teilchen, die Anisotropie (Strömungsdoppelbrechung) zeigen, ist dieser Effekt gesteigert (61).

Die Schwierigkeiten einer theoretischen Aussage über das Viskositätsverhalten konzentrierter Suspensionen beruht hauptsächlich auf der Unkenntnis sowohl der Einzelstruktur einer solchen Suspension als auch der Natur der Kräfte, die auf die Teilchen wirken (61).

Beim Vergleich mehrerer hochpolymerer Lösungen gleicher Konzentrationen kann von einem bestimmten Polymerisationsgrad ab ein plötzlicher Anstieg der Viskosität festgestellt werden. B u e c h e (30) glaubt, daß die Moleküle unterhalb eines kritischen Polymerisationsgrades zu kurz sind, um ein Netzwerk bilden zu können. Diese Grenze ist für polare Hochpolymere niedriger, als für unpolare (30, 31). Eine weitere Ursache für die große Viskosität bei konzentrierten Lösungen ist die Abnahme des freien Volumens, welches durch die Immobilisierung von Lösungsmitteln noch verstärkt wird (168).

Nach H o u w i n k und K l a a s s e n s (92) ist in konzentrierten Lösungen die Viskosität langer Teilchen relativ geringer als diejenige von kürzeren. Besonders stark ist dieser Unterschied zwischen langen und runden Teilchen (61).

Das nicht-Newton'sche Verhalten dieser Systeme beruht nach M a r o n und M a d o w (128) teilweise auf einer Desaggregation. Ein ähnliches Verhalten nimmt S i m h a (178) auch für kugelige Teilchen an, obwohl sich nach ihm auch dann nicht-Newton'sches Fließen zeigen kann, wenn keine Aggregate durch die Scherkräfte zerrissen werden. Die Ursache hierfür wird in einer Störung der Teilchenanordnung gesehen (178).

4. Der Einfluß des Geschwindigkeitsgefälles auf die Viskosität gelöster

Kolloidteilchen

Nicht nur die Lösung isotroper, sondern auch anisotroper Kolloidteilchen können nicht-Newton'sches Verhalten zeigen (155), also eine vom Geschwindigkeitsgefälle unabhängige Viskosität besitzen. Die relative Viskosität ist also eine Funktion des Geschwindigkeitsgefälles und wird auch als "scheinbare Viskosität" bezeichnet (61, 155).

Auch hier ist es zweckmäßig, die Wirkung der Schubspannung erst einmal in extrem verdünnten Lösungen zu studieren, wo die Wirkung auf das einzelne Teilchen beschränkt ist.

Nach W. K u h n und H. K u h n (110) hängt dabei die Viskosität von der Orientierung der Teilchen in Richtung der Strömung ab (111). Diese orientierende Kraft wirkt der Brown'schen Bewegung entgegen (110, 111). Starre anisotrope Teilchen werden durch die Schubspannung in Richtung der Lösungs- mittelströmung orientiert, während kugelige Teilchen unter ihrem Einfluß, soweit sie dazu fähig sind, nur deformiert werden (61). P e t e r l i n (155) gibt an, daß sich lange Teilchen sehr gut und leicht orientieren, die kürzeren dagegen richten sich nur wenig aus und verlangen dazu ein wesentlich höheres Gefälle (155).

K u h n (109) bezeichnet die Kraft, die bei der Deformation der Teilchen durch die Scherkräfte überwunden werden muß, als sog. "innere Viskosität (B)", deren Ursache in der Beschränkung der Molekülbeweglichkeit durch die Valenzwinkel zu suchen ist (110, 111). Je länger das Fadenmolekül ist, um so geringer wird B . Sie ist ungefähr indirekt proportional dem Polymerisationsgrad (113). Bei ganz weichen Fäden mit verschwindend kleiner innerer Viskosität ist $Z\eta$ vom Geschwindigkeitsgefälle unabhängig (88, 110, 111, 113). Im Gegensatz dazu haben jedoch T. G. F o x, J. C. F o x, und F l o r y (56) an Polyisobutylenlösungen eine durch das Geschwindigkeitsgefälle bedingte Abnahme der Viskosität feststellen können.

Bei weniger stark verdünnten Lösungen sind die gleichen Kräfte wirksam, denen die hydrodynamischen Wechselwirkungen der Ketten aufeinander hinzugerechnet werden müssen (61). Gegen letztere ist jedoch die innere Viskosität gering, so daß gerade der große nicht-Newton'sche Effekt der verdünnten Lösungen gegenüber den extrem verdünnten auf die Zerstörung von Aggregaten durch die Scherkraft zurückgeführt werden muß (61, 89, 153). H a t s c h e k und J a n e (83) stellten bei Suspensionen von Stärkekörnern in Paraffinöl Strukturviskosität fest. D o w e l l und U s h e r (39) bestätigten dies und stellten unter dem Mikroskop die Bildung verzweigter Aggregate fest. Wurde die Aggregatbildung verhindert, so fehlte auch die Strukturviskosität. Das nicht-Newton'sche Verhalten der Stärkekörnersuspensionen beruht also darauf, daß Scherkräfte für die Zerstörung von Aggregaten verbraucht werden.

5. Der Einfluß der Temperatur auf die Viskosität gelöster Kolloidteilchen

In konzentrierten Lösungen Hochpolymerer beruht nach F o x, G r a t c h und L o s h a e k (58) der Temperatureinfluß einmal darauf, daß jeder Anstieg zu einer Erhöhung der Aktivierungsenergie führt und die Potential-schranke somit leichter überwunden werden kann (2). Zum anderen wird das Volumen größer, wodurch sich der Widerstand gegen Segmentsprünge verringert. Gerade letzteres hat D o o l i t t l e (37, 38) in umfangreichen Untersuchungen bestätigt. Er geht sogar so weit, daß er der Volumenzunahme den entscheidenden Einfluß beimißt.

während sich die relative Viskosität bei kugeligen Teilchen angesichts des ohnehin gegebenen Optimums an Brownscher Bewegung bei Temperaturerhöhung nicht ändert (155), ist bei fadenförmigen Teilchen nach B u r g e r s (33) eine deutliche Temperaturabhängigkeit gegeben, außerdem führt eine Temperatursteigerung in zunehmendem Maße zu einer Dissoziation der Aggregate, und zwar sowohl bei sphärischen als auch nichtsphärischen Teilchen. Ebenso nimmt bei Temperaturerhöhung auch die Stärke der Solvatationshülle ab, was sich besonders bei stark solvatisierten Molekülen auswirkt (61).

6. Die Viskosität der Polyelektrolyte

Die Viskosität und die Strömungsdoppelbrechung verdünnter hochpolymerer Fadenmoleküllösungen hängt wesentlich von ihrer Gestalt und ihrem Polymerisationsgrad ab (110, 177, 185). Polyelektrolyte ändern mit dem Ionisationsgrad gleichzeitig ihre Gestalt (100); denn durch die Ionisation wachsen die elektrostatischen Kräfte und die vermehrte gegenseitige Abstoßung bewirkt eine Streckung des Knäuels (101, 195).

K a t c h a l s k y, K ü n z l e und K u h n (100) untersuchten diesen Vorgang an der schwachen Polymethacrylsäure und fanden, daß in stark verdünnten Lösungen bei etwa 50 %iger Ionisation der $-COOH$ -Gruppen die Viskosität ein Maximum aufweist. Dieser Effekt wird mit steigender Polyelektrolytkonzentration geringer, um schließlich ganz zu verschwinden (115). Darüber hinaus fanden die gleichen Autoren (100, 115), daß der Zusatz von Neutralsalzen zu wäßrigen Polyelektrolytlösungen, die nach B u e c h e (31) sowie F u o s s und S t r a u s s (63) eine etwa 100 mal so große Viskosität besitzen, wie Lösungen ungeladener Hochpolymerer gleicher Konzentration, zu einem Abfall der Viskosität führt (34, 63, 99, 147). F u o s s und

S t r a u s s (63) u.a. glauben, daß die zugeführten Gegenionen vom Polyion angezogen werden, wodurch es zu einer Abschirmung der elektrostatischen Kräfte kommt und der Faden sich immer mehr zusammenknäuelte (34, 63, 65, 155). H o l l e m a n n, B u n g e n b e r g d e J o n g und M o d d e r - m a n (90) fanden ebenso wie später F u o s s und S t r a u s s (63, 64), daß der Abfall der Viskosität durch Steigerung der Ionenstärke der einfachen Elektrolyte so weit geht, bis sie die Viskosität eines ungeladenen Fadenmoleküls erreicht haben.

K a t c h a l s k y und E i s e n b e r g (101) entdeckten, daß die "intrinsic viscosity" der Polymethacrylsäure in stark geknäueltem Zustand ($p_H = 2 - 3$) in polymerhomologen Reihen ansteigt, und zwar so, daß in der Beziehung $[\eta] = K \cdot P^a$ der Exponent a den Wert 0,5 annimmt. Bei zunehmender Ionisation und der damit verbundenen Aufweitung des Knäuels, steigt der Exponent a an und erreicht bei einem p_H von 3 - 4 den Wert 1. Bei maximaler Ionisation ($p_H = 4 - 8$) (115) oder bei sehr geringem Polymerisationsgrad (172) ist das Fadenmolekül völlig gestreckt und damit nähert sich der Exponent a dem Wert 2 der Viskositätszahl.

B u e c h e (31) sieht allerdings den Unterschied in der Viskosität zwischen elektrisch nicht-geladenen (Polystyrenen) und elektrisch geladenen (Polymethacrylsäure) Fadenmoleküle hauptsächlich in einer Vernetzung der Polyelektrolyte.

C o n t o i s und T r e m e n t o z z i (34) untersuchten die Wirkung multivalenter Anionen (Na-Sulfat, Na-Oxalat, Na-Succinat, Mono-Na-Phosphat) auf die Viskosität von Polyelektrolyten bei größeren Salzkonzentrationen ($> 0,5$ mol) und beobachteten dabei einen Anstieg der spezifischen Viskosität. Sie erklären dies zum Teil mit einer Ionisation, zum anderen aber auch durch die Möglichkeit der Bildung assoziierter Komplexe der Polyionen.

IV. Viskosimeter

Die Geräte, mit denen Zähigkeitsmessungen durchgeführt werden, können grundsätzlich in zwei verschiedene Typen eingeordnet werden. Die einen dienen nur zu Vergleichsmessungen, wobei meist als Vergleichsflüssigkeit Wasser verwendet wird (207), welches bei 20°C etwa 1cP hat (169). Die zweite Gruppe umfaßt solche Geräte, bei denen ein quantitativer Zusammenhang zwischen den Abmessungen und den Versuchsbedingungen einerseits und der Zähigkeit anderer-

seits besteht. Eine besondere Eichflüssigkeit ist nicht notwendig, sie werden deshalb auch Absolutviskosimeter genannt (207). Im folgenden sollen nur letztere besprochen werden.

1. Kapillarviskosimeter

Diese Gruppe wird heute wohl am häufigsten verwendet, weil die hydrodynamischen Verhältnisse bis in alle Einzelheiten klar übersehbar und die Versuchsbedingungen einfach und leicht konstant zu halten sind (207).

Das Grundprinzip dieser Art von Viskosimeter beruht auf dem Hagen-Poiseuille'schen Gesetz (71, 160) über die laminare Strömung durch Kapillaren. Darin kommt zum Ausdruck, daß das in der Zeiteinheit durch eine Kapillare strömende Volumen neben Gerätekonstanten auch von der Zähigkeit der durchströmenden Flüssigkeit abhängt.

2. Fallkörperviskosimeter

Dieser Art von Meßgeräten ist die Stokes'sche Formel zugrunde gelegt (103). Danach hängt die Viskosität einer unendlich ausgedehnten Flüssigkeit, in die eine Kugel mit kleinem Radius fällt, von der Dichtedifferenz der Kugel und der Prüf-Flüssigkeit ab. Da jedoch bei der Messung im Fallkörperviskosimeter keine räumlich unendlich ausgedehnten, sondern begrenzten Flüssigkeiten vorliegen, muß die Ladenburg'sche Korrektur (120) angebracht werden, in der die Ausdehnung der Flüssigkeit und die Fallstrecke dann berücksichtigt sind. Das Fallkörperviskosimeter bewährt sich besonders bei Untersuchungen von Stoffen, die erst bei höherer Temperatur flüssig werden (205).

3. Bandviskosimeter

Das von Wachholtz und Asbeck (208) konstruierte Bandviskosimeter ist das einzige Gerät, das auf dem Prinzip der Newton'schen Definitionsgleichung beruht. Die Messung erfolgt dadurch, daß ein elastisches Filmband mittels Gewicht zwischen zwei ebenen und parallelen Metallbacken hindurchgezogen wird, zwischen denen sich die zu messende Flüssigkeit befindet. Die Viskosität ist dem Gewicht und seiner Falldauer proportional. Da jedoch die praktische Ausführung mit großen Schwierigkeiten verbunden

ist, hat sich dieses Gerät nicht allgemein eingeführt (207).

4. Rotationsviskosimeter

Bei diesem Gerätetyp wird die laminare Strömung nicht in einer Kapillare erzeugt, sondern in konzentrischen Zylindern, die gegeneinander rotieren. Die Strömung ist der in Kapillaren erzeugten völlig gleichwertig, wenn zwischen Innen- und Außenzylinder eine genügend kleine Spaltbreite vorliegt. Das Geschwindigkeitsgefälle ist dann über den ganzen Spalt nahezu konstant (157, 207).

C o u e t t e (35) hat die nach ihm benannte Strömung mathematisch entwickelt. Danach rotiert ein unendlich langer Außenzylinder mit konstanter Winkelgeschwindigkeit um einen ruhenden Innenzylinder. Die Prüfflüssigkeit befindet sich in dem Spalt zwischen den beiden Zylindern. Das zur Aufrechterhaltung einer gleichmäßigen Bewegung notwendigen Drehmoment wirkt auch auf den Innenzylinder und zwar um so mehr, je zäher die Flüssigkeit und je enger der Spalt ist. Dort wird es durch ein Gegenmoment (Stahlfeder) aufgehoben (103).

Da es sich jedoch bei den Meßinstrumenten nicht um unendlich lange Zylinder handelt, muß der störende Einfluß der Enden durch Schutzringe oder Schutzzylinder experimentell beseitigt werden (103).

V. Die Muskelproteine

Bei den Muskeleiweißkörpern ist zwischen wasserlöslichen und wasserunlöslichen zu unterscheiden (208, 209).

Den wasserlöslichen Muskeleiweißkörpern kommt im Rahmen meiner Untersuchungen nur eine geringe Bedeutung zu, weil die Lösungen dieser Sphäroproteine nur geringe Viskosität zeigen (186). Ebenso erhöht auch das zwischen den beiden Gruppen stehende Globulin X (W e b e r (130)) die Viskosität des Wassers nur unerheblich (212).

Ein ganz anderes Verhalten zeigen dagegen die wasserunlöslichen Muskeleiweißkörper. Im weißen Kaninchenmuskel machen sie etwa 63 % des gesamten Zellulärproteins aus (8), wovon etwa 44 % auf das L-Myosin und 15 % auf das

Aktin entfallen (78), während der Rest mit wenigstens 3 - 4 % aus Tropomyosin besteht (8).

Alle fibrillären Muskelproteine bilden leicht Gele, die zwar mikroskopisch amorph aussehen, im EM (Elektronen Mikroskop) jedoch eine gewisse Ordnung erkennen lassen (97, 149, 180). Sie haben nämlich die Tendenz, Aggregate zu bilden, indem sie sich entweder Seite an Seite legen oder Längsaggregate bilden (149, 165).

Auch in Lösungen sind sie zu Fäden aggregiert, was an Hand von Viskositätsstudien und durch die Strömungsdoppelbrechung nachgewiesen werden kann (215). Nach dem Eintrocknen dünner Filme können im EM vielfach vernetzte Fäden festgestellt werden (5, 97, 170).

1. Das L-Myosin

Der Anteil des L-Myosins an der Gesamtmenge des Muskelproteins beträgt nach H a s s e l b a c h und S c h n e i d e r (78) etwa 44 %. In der Muskelfibrille ist es in der Hauptsache in der A-Bande lokalisiert, wie H u x l e y und H a n s o n (77, 94, 95) bei ihren umfangreichen Untersuchungen festgestellt haben. Zu ähnlichen Ergebnissen kommt auch H a s s e l b a c h (81). Dagegen nehmen S z e n t - G y ö r g y i, M a z i a und A. S z e n t - G y ö r g y i (200) an, daß sich das L-Myosin nicht auf die A-Bande beschränkt, sondern über die ganze Fibrille verteilt ist. Nach diesen Autoren befindet sich in den A-Banden eine Reihe anderer Proteine, die für die Querstreifung verantwortlich gemacht werden können. Beim ausschließlichen Vorkommen des L-Myosins in der A-Bande müßte es dort in einer sehr hohen Konzentration vorliegen, die B a i l e y (8) auf über 20 % schätzt.

L-Myosin ist bei einem p_H von 6,5 - 6,9 und von einer Ionenstärke von 0,04 - 0,3 an löslich (163, 215). S p i c e r und W e i s e (183) stellten jedoch fest, daß in Anwesenheit von Mg^{++} die L-Myosinaggregate erst bei höherem p -Wert (8,4) eine echte Lösung bilden. Auch Ca^{++} erhöhen den p -Bereich, in welchem Myosin eine wasserklare Lösung bildet. Der IP (isoelektrische Punkt) des salzfreien L-Myosins liegt bei $p_H = 5,4$. Bei diesem p -Wert fehlt dem Myosin jede Überschußladung, wodurch die Massenanziehungskräfte nicht länger kompensiert werden können; Die Teilchen nähern sich einander und präzipitieren (174).

Das Molgewicht geben *W e b e r* und Mitarbeiter (164, 215) auf Grund von Sedimentations-, Diffusions- und Osmosemessungen mit 850 000 an. Die Ausmaße eines L-Myosinteilchens wurden mit 22 - 24 Å Breite und 2200 - 2400 Å Länge bestimmt (164, 213). *M o m m a e r t s* (133, 148) fand dagegen Teilchen von kleinerem Gewicht, einer Breite von 30 Å und einer Länge von 1500 Å. *L a k i* und *C a r r o l* (122) fanden mit frisch extrahiertem Myosin bei 5° C eine geringere Sedimentationsgeschwindigkeit als *W e b e r* und somit ein wesentlich geringeres Molgewicht von etwa 500 000. Es bei Zimmertemperatur wächst das Teilchengewicht reversibel und dann irreversibel an. Es wird daher angenommen, daß den *W e b e r*'schen Messungen L-Myosin-Aggregate zugrunde lagen (8). *J o l y*, *S c h a p i r a* und *D r e y f u s* (98) fanden eine Abhängigkeit der Länge des L-Myosinfadens vom p_H -Wert und von der Proteinkonzentration. Sie erhielten für das nach *P o r t z e h l*, *S c h r a m m* und *W e b e r* gewonnene L-Myosin (163, 164) eine Länge von 2000 Å. Innerhalb sehr kleiner p_H - und Konzentrationsbereiche zeigten sich jedoch schon Schwankungen von 800 - 1300 - 2800 Å. Das L-Myosin nach *D u b u i s s o n* und *H a m o i r* (76) war meist 800 Å lang, selten 2000 - 2400 Å. Das L-Myosin nach *M o m m a e r t s* (134) hat eine Länge von über 2000 Å. Jedoch treten bei dieser Herstellungsart auch noch alle übrigen genannten Längen auf, und darüber hinaus noch solche von 3800 - 5000 Å, ja sogar 6000 Å.

Einen der ersten Versuche, das L-Myosin in Untereinheiten zu zerlegen, hat *T s a o* (206) mit Harnstoff unternommen, wobei er zu 92 % ein möglichlicherweise zyklisches Fragment mit einem Molgewicht von 165 000 fand und zu 8 % ein offenes Kettenpeptid mit einem Molgewicht von 16 000. Die ATP-ase-(Adenosin-triphosphatase) aktivität konnte vom Myosin nicht abgetrennt werden (204).

Ein anderes Verfahren zum L-Myosinabbau benutzten *S z e n t - G y ö r g y i* und seine Mitarbeiter (198, 199, 201). Bei schonendem Trypsinabbau wurden zwei Mole eines von ihnen benannten H(eavy)-Meromyosins erhalten, mit einem Molgewicht von 232 000 und vier Mole eines leichteren Proteins, des L(ight)-Meromyosins, dessen Molgewicht 96 000 beträgt. Als Dimensionen geben sie für das L-Meromyosin eine Länge von 550 Å und eine Breite von 16 Å an und für das H-Meromyosin eine Länge von 435 Å und eine Breite von 29 Å (158). *L a k i* und *C a r r o l* (122) schließen daraus, daß wohl das kleinste L-Myosinteilchen aus einem Mol H-Meromyosin und zwei Molen L-Meromyosin aufgebaut ist, die dann zusammen ein Molgewicht von 425 000 ergeben, also die Hälfte des von *W e b e r* gefundenen Molgewichtes. Das L-Myosin ist also wie Aktin und Tropomyosin zur Aggregation befähigt (8).

Nach S z e n t - G y ö r g y i (198, 199) wird die Länge des L-Myosinmoleküls durch das L-Meromyosin gebildet, indem sich vier davon hintereinander lagern. Das schwere H-Meromyosin lagert sich jedoch seitlich an und behält so die Bindungsstellen für das Aktin frei. Während es bisher nicht gelungen ist, das H-Meromyosin weiter aufzuspalten, konnte S z e n t - G y ö r g y i (199) das L-Meromyosin mit Harnstoff weiter depolymerisieren, und zwar zu Teilchen mit einem Molgewicht von 4600, die er als "Protomyosin" bezeichnete. Diese Teilchen sind einheitlich, was Gestalt und Größe betrifft, jedoch verschieden in ihrem Aminosäureaufbau. Diese Depolymerisierung führt zu einer starken Erhöhung der Löslichkeit, denn bei einer Ionenstärke, bei der L-Myosin unlöslich zu werden beginnt, ist Protomyosin immer noch bis zu 10 % löslich (199, 201).

Die Viskosität von L-Myosinlösungen in 0,6 mol KCl und ein $p_H = 7$ ist bis zu einer Protein-Konzentration von 0,2 % nicht strukturviskos. Über 0,2 % beginnt sie strukturviskos zu werden (68, 163). Eine einstündige Aufbewahrung einer Myosinlösung bei 37° C führt nach E n g e l h a r d t und L j u b i m o v a (46) zu einer Verdoppelung der Viskosität infolge einer ansteigenden Denaturierung. ATP verhindere diesen Viskositätsanstieg und stabilisiere das L-Myosin.

Von allen geprüften Kationen hat das Magnesium die stärkste Affinität zu Myosin (173, 197). Schon 0,005 mol $MgCl_2$ genügen nach S a r k a r (173), um den I.P. von $p_H = 5,4$ nach $p_H = 8$ zu verschieben. Dieses Mg-Myosinat übt aber auch eine starke Anziehungskraft auf die Anionen aus (197). So wird ATP von einer salzfreien L-Myosinlösung nicht gebunden. Ist KCl vorhanden, so erfolgt eine Bindung in geringem Maße und $MgCl_2$ verstärkt wesentlich die ATP-Bindung. Die stärkste Bindung von ATP wird nach H e r m a n n (87) erreicht, wenn neben Mg^{++} auch K^+ vorhanden ist. Diese Adsorption von ATP ist jedoch eine flüchtige Eigenschaft des L-Myosins, die mit der Lagerung verloren geht (12, 87). S a r k a r (173) findet, daß der durch die Kationenzugabe verschobene I.P. schon durch geringe Zugabe von ATP (0,003 %) auf den ursprünglichen p_H -Wert zurückgeht. A c s, B i r o und S t r a u b (1) zeigten, daß L-Myosin neben ATP auch anorganische Polyphosphate zu binden vermag.

Neben der Eigenschaft ATP zu binden, hat das L-Myosin auch die Fähigkeit, die endständige Phosphatgruppe desselben abzuspalten (8). Zu einer ADP-ase-Wirkung sind ausreichend gereinigte L-Myosinpräparate jedoch nicht befähigt (46). Während es T s a o (206) beim Weiteraufspalten des Myosins

nicht gelang, die ATP-ase vom L-Myosin zu trennen, berichtet S z e n t - G y ö r g y i (198, 199), daß die ATP-ase-Wirkung an das H-Meromyosin gebunden sei und das L-Meromyosin ATP nicht zu spalten vermag. Einige Jahre vorher hatten bereits P o l i s und M e y e r h o f (161) festgestellt, daß die ATP-ase-Gruppen nicht gleichmäßig über das ganze Myosinpartikel verteilt sind. Sie nahmen auf Grund außerordentlicher Empfindlichkeit dieser Gruppen gegen Oxydationsmittel und Sulphydrilreagentien an (119), daß es sich um SH-Gruppen handelt.

Die ATP-Spaltung wird, wie B a n g a (12) bemerkt, durch steigende Salzkonzentrationen sowohl im Sol- als auch im Gelzustand bis zu einem Optimum (bei $p_H = 7$ und einer Salzkonzentration von 0,16 mol) gesteigert, wobei Ca^{++} die Spaltung stark aktivieren (8), K^+ die Aktivität im Sol- wie Gelzustand hemmen und Mg^{++} die Wirkung von Ca^{++} aufheben (8, 12).

2. Das Aktin

In 1 g Muskel sind etwa 25 - 30 mg Aktin enthalten, das sind 12 - 15 % des Gesamtproteines (11). In der Muskelfaser kommt es nach H u x l e y (94, 95) vor allem in den sich zwischen den Z- und A-Banden erstreckenden Filamenten vor und ist von denen der A-Bande getrennt.

S t r a u b (190, 191) fand, daß Aktinlösungen sowohl hochviskos als auch niederviskos sein können. In den niederviskosen Lösungen ist das Aktin in globärer Form (G-Aktin) gelöst (191). Später erwies sich der Ausdruck "globär" als nicht ganz zutreffend, denn T s a o (204) fand für G-Aktin eine Viskositätszahl von etwa 0,03, was auf eine merkliche Asymmetrie hinweist. In der hochviskosen Form ist Aktin als fibrilläres Protein gefunden worden (190, 191, 197).

Nach M. B á r á n y, K. B á r á n y, G u b a, K ö t t e l e s und N a g y (14) liegt es in dieser Form im frischen Muskelbrei und im Aktomyosin vor.

Der isoelektrische Punkt für G-Aktin liegt bei $p_H = 4,7$ (190). Die Angaben über das Molekulargewicht weisen gewisse Abänderungen auf. S t r a u b (190) gibt dafür ein solches von 70 000 an. In neuester Zeit konnte nun T s a o (203, 204) den Nachweis erbringen, daß Aktin in monomerer und dimerer Form vorkommt, und zwar ersteres mit einem Molgewicht von etwa 74 000 und letzteres mit einem solchen von 140 000. Als Dimensionen gibt er für die monomere Form eine Länge von $290 \text{ \AA}$ und eine Breite von $24 \text{ \AA}$ an, woraus sich

ein Achsenverhältnis von 12 ergibt.

Weiter stellte T s a o fest, daß die monomere Form durch Polyphosphate begünstigt wird. Die Ursache dafür sieht T s a o (204) darin, daß die Polyphosphate mit dem Protein um die Mg^{++} konkurrieren und es binden, womit dann die Brücke fehlt, die aus dem monomeren die dimere Form bilden soll. Jedoch nur die dimere Form kann sich in F-Aktin umwandeln (205). Das G-Aktin ist in Lösung ein sehr kompaktes Teilchen, das in seinem Inneren nur wenig Wasser enthält (197).

S t r a u b (90), sowie F e u e r, M o l n a r, P e t t k o und S t r a u b (51) fanden, daß bei Zugabe von Neutralsalzen zu G-Aktinlösungen mit niedriger und normaler Viskosität die Lösung hochviskos, strukturviskos und thixotrop wird und daneben auch Strömungsdoppelbrechung und einen starken Tyndalleffekt zeigt (14, 191, 203, 204). J a k u s und H a l l (97), sowie auch später H a s s e l b a c h (81) fanden unter dem EM praktisch unendlich lange Fäden mit einem Durchmesser von $80 - 140 \text{ \AA}$ (171). Nach S z e n t - G y r g y i (197) treten die G-Aktinteilchen zu Gruppen von $100 \text{ \AA}$ Dicke und $300 \text{ \AA}$ Länge zusammen, die sich dann ihrerseits zu langen Fäden zusammenschließen (5). Neben einer Längsaggregation kommt es auch noch zu einer Queraggregation (170). S n e l l m a n n und E r d ö s (180) beobachteten sogar, daß sich F-Aktinfäden zu dünnen Blättern aneinanderlagern. Die Länge der F-Aktinfäden nimmt zur sauren Seite des p_H -Wertes hin ab (97, 170). Die Polymerisation des G-Aktins ist auch von der Salzart abhängig.

Für jedes Salz gibt es eine optimale Konzentration, bei der die Polymerisation am vollständigsten ist. Bei weiterer Steigerung der Salzkonzentration fällt die Polymerisation rasch ab (51, 193). Ganz besonders gilt dies nach G u b a (69) für KJ, das wie jedes andere Alkalisalz bei einer Konzentration von $0,1 - 0,15 \text{ mol G-Aktin zu F-Aktin polymerisiert}$, während F-Aktin vollständig depolymerisiert wird, was sich durch einen starken Abfall der Viskosität anzeigt, die sich kaum noch von der reinen Salzlösung unterscheidet.

Von besonderer Wichtigkeit für den Polymerisationsvorgang sind die Mg^{++} , bei deren Abwesenheit keine Umwandlung des G-Aktins in F-Aktin stattfindet (51, 197, 215). Werden die Mg^{++} mit Calgon, einem kondensierten Phosphat, entfernt, so unterbleibt die Polymerisation (197). Wird jedoch zu G-Aktin zuerst eine $2,5 \cdot 10^{-4} \text{ mol Mg-Lösung}$ zugesetzt und hinterher wieder mit Calgon entfernt, so wird dadurch die stattgehabte Polymerisation nicht rück-

gänglich gemacht (197). Wie schon oben dargelegt, werden die Mg^{++} vor allem zur Bildung der dimeren, polymerisationsfähigen Form benötigt (205), oder wie es *W e b e r* (215) ausdrückt, bereiten sie die Polymerisation vor, indem sie die Bildung der *S z e n t - G y ö r g y i*'schen Grundeinheiten ($100 \cdot 300 \text{ \AA}$) ermöglichen. Wird Calgon und Mg^{++} gleichzeitig zugesetzt, so unterbleibt die Polymerisation (51).

Die Beziehungen zwischen Ca^{++} und Aktin sind außerordentlich eng und komplexer Natur (197). Die Verbindung zwischen Ca^{++} und Aktin, das Ca-Aktinat, kann nicht getrennt werden, ohne daß der Aktincharakter verloren geht (51, 197). Für den Polymerisationsvorgang ist ein gewisses Gleichgewicht zwischen Ca^{++} und den übrigen Kationen notwendig, denn Ca^{++} im Übermaß verzögern ihn (5, 51). Das beste Verhältnis von K : Ca ist etwa 50 : 1 (193). Für das Verhältnis Na : Ca gilt ähnliches (197).

Bei der Lagerung von G-Aktinlösungen wird die vorhandene ATP abgebaut (121, 194), und das Aktin verliert gleichzeitig seine Polymerisationsfähigkeit (215). Zur Polymerisation ist also auch ATP notwendig (197). Wird ATP entfernt, so polymerisiert G-Aktin nicht mehr und denaturiert rasch (121, 194). Daraus wurde gefolgert, daß ein variabler Betrag von ATP unter Mitbeteiligung von Sulfhydrylgruppen an das G-Aktin gebunden ist (121, 194, 197, 215). *S t r a u b* und *F e u e r* (194) sowie *L a k i*, *B o w e n* und *C l a r k* (121) konnten sogar eine Spaltung der ATP durch Aktin nachweisen (14). *D u b u i s s o n* und *M a t t h i e u* (41) hielten dies aber für unwahrscheinlich, weil sie trotz sorgfältigster Untersuchungen ATP-Spaltungen durch Aktin nicht beobachten konnten.

Einmal gebildetes F-Aktin ist vom weiteren Vorhandensein von ATP jedoch unabhängig (197). Die Polymerisationsfähigkeit des G-Aktins wird durch Oxydationsmittel und Sulfhydrylreagentien gestört (117, 118). Die freien SH-Gruppen scheinen für die G-F-Umwandlung genau so notwendig zu sein, wie zur Bildung des Aktomyosins (215). Allerdings handelt es sich hier um die SH-Gruppen des Aktins und dort um die des L-Myosins (117, 118).

3. Das Tropomyosin

B a i l e y (7) hat 1946 als erster das Tropomyosin gefunden. Während er den Anteil am Gesamtmuskelprotein mit 2,1 % angibt, fand *W e b e r* (212) und zuletzt *B a i l e y* (8) 3 - 4 %. Das Tropomyosin ist zwischen p_H 6 und 7 schon bei geringster Ionenstärke löslich. Der isoelektrische Punkt

liegt bei $p_H = 5,1$, das Molgewicht beträgt 90 000 (7). Es ist das einzige Protein der Keratin-Epidermin-Myosin-Fibrinogen Gruppe, das zur Kristallisation gebracht werden kann (8).

Wenn alle Salzionen entfernt sind, vermag es eine End-an-End-Aggregation zu vollziehen. Die salzfreie Lösung ist daher sehr hochviskos und stark strömungsdoppelbrechend (8, 202). Durch Viskositäts-Studien stellten T s a o, B a i l e y und A d a i r (202) fest, daß das Tropomyosin in stark verdünnter Lösung nur in einer monomeren, depolymerisierten Form vorliegt mit einem Molgewicht von 53 000. Die auch hier noch hohe Viskosität deutet eine starke Asymmetrie des einzelnen Teilchens an. Als Näherungsdimension gaben sie für ein monomeres Teilchen eine Länge von $385 \text{ \AA}$, eine Breite von $14,5 \text{ \AA}$ und das Achsenverhältnis mit 25 an.

4. Das Aktomyosin

a) Allgemeine Eigenschaften

Bei der Mischung von L-Myosin und F-Aktin-Lösungen treten ganz neue physikalische Eigenschaften auf. Die Viskosität steigt stark an, die Lösung wird strukturviskos und schon bei relativ niederen Konzentrationen tritt Gelbildung ein (9, 190). J a i s l e (96) fand schon bei schwach konzentrierten Lösungen (etwa 0,19 %) Thixotropie (9). Sowohl F-Aktin als auch L-Myosin bestehen an sich schon aus fadenförmigen, asymmetrischen Molekülen, so daß der Grund für den starken Viskositätsanstieg nicht ausschließlich in einer Verlängerung der Teilchen gesucht werden kann (197), sondern vielmehr auch darin, daß das gebildete Aktomyosin, wie P e r r y, R e e d, A s t b u r y und S p a r k (5, 149) unter dem EM beobachteten, ein dreidimensionales, anastomosierendes Netzwerk bildet. Diese Netzwerkstruktur des Aktomyosins stellt ein Charakteristikum dar (149) und ist nicht etwa bedingt durch eine Aggregation, wie sie bei höheren Konzentrationen Hochpolymerer eintritt (30, 61).

F-Aktin und L-Myosin können in verschiedenem Mischungsverhältnis miteinander reagieren (96). Von besonderem Interesse ist jedoch das Verhältnis, wie es im lebenden Muskel vorliegt, wobei etwa auf einen Teil F-Aktin drei Teile L-Myosin treffen (78).

Für die Bildung von Aktomyosin machen B a i l e y (9) und P e r r y so-

wohl von seiten des Aktins als auch von seiten des L-Myosins SH-Gruppen verantwortlich, was sich jedoch nach S z e n t - G y ö r g y i (197) experimentell nicht stützen läßt. K u s c h i n s k y und T u r b a (117, 119) erbrachten den Beweis dafür, daß zur Bildung des Aktomyosins zwar von seiten des Aktins keine SH-Gruppen aktiv werden, jedoch diejenigen des L-Myosins die Bindung vermitteln. Für die F-Aktin- und L-Myosin-Aggregation ist die Gegenwart von Mg^{++} obligat (51).

Die Länge der Aktomyosinfäden schwankt zwischen 1000 Å und mehreren μ und ihre Dicke beträgt etwa 50 - 250 Å mit dem Schwerpunkt zwischen 120 - 150 Å (3, 72). Die Dicke der natürlichen Aktomyosinfäden ist also gegenüber der des F-Aktins gleich oder doch nur unerheblich vermehrt (215).

Bei niedrigen Ionenstärken ($\mu \leq 0,2$) ist das Aktomyosin in der Regel unlöslich und befindet sich im Gelzustand oder liegt als Präzipitat vor (163, 197, 215). Die Sol-Gel-Umwandlung beginnt etwa bei $\mu = 0,35$ und endet bei $\mu = 0,28$ (197, 215).

b) Die Wirkung der ATP auf das Aktomyosin

Die ATP ist das Nukleotid-Phosphat, welches mengenmäßig im Muskel am stärksten vertreten ist (152). Daneben sind noch kleinere Mengen von Inosintri-phosphat, Uridintri-phosphat und Guanosintri-phosphat vorhanden. Obgleich es nicht als völlig gesichert gilt, so deutet doch alles darauf hin, daß die ATP in der Wechselbeziehung zum Aktomyosin das wichtigste Nukleotid ist (152).

Bei der Wirkung der ATP auf das Aktomyosin ist grundsätzlich zwischen der Wirkung auf das Aktomyosin-gel und derjenigen auf das Aktomyosin-sol zu unterscheiden (165, 197).

Wird Aktomyosin-gel mit 0,05 % ATP versetzt, so erfolgt bei Gegenwart von 0,1 mol KCl eine plötzliche Ausflockung einer trockenen, körnigen Masse. Diesen Vorgang bezeichnet S z e n t - G y ö r g y i (196) als Superpräzipitation, der im wesentlichen darin besteht, daß die Aktomyosin-ATP-ase die endständige Phosphatgruppe der ATP abspaltet und das Aktomyosin selbst durch diesen Vorgang kontrahiert wird (164, 196, 197, 212, 215). L o r a n d (126) lieferte dafür auch den Beweis, da er die Superpräzipitation dann verhindern konnte, wenn er zum Aktomyosin ein Phosphokreatin-Transphosphorylase-System gab, da dieses in der Lage war, die ATP-Spaltung sofort wieder rückgängig zu machen.

In der Aktomyosinlösung ruft ATP jedoch ganz andere Wirkungen hervor, die insbesondere durch die Verminderung der Viskosität, der Strömungsdoppelbrechung und der Lichtstreuung zum Ausdruck kommen. Gleichzeitig wird die Löslichkeitsgrenze auf einen Ionenstärkewert gesenkt, wie er für reines L-Myosin typisch ist (8, 13, 138, 163, 196). Bei diesem Prozeß geht die netzartige Verflechtung des Aktomyosins dadurch verloren (8, 197), daß es in seine Komponenten dissoziiert *) (165, 209, 215). Einen Hinweis darauf gibt die Viskositätszahl, denn sie fällt auf den additiven Wert des Aktin- und Myosin-Anteils (152, 197, 214). In der Ultrazentrifuge lassen sich aus solchen Lösungen zwei Komponenten abtrennen, deren Sedimentationsgeschwindigkeiten denjenigen von Aktin und L-Myosin entsprechen (209, 215).

Eine Viskositätserniedrigung durch ATP kommt nur dann zustande, wenn gleichzeitig Mg^{++} vorhanden sind (79, 182). Wird ATP in der Aktomyosinlösung gespalten, so nimmt die Lösung wieder ihre ursprüngliche Beschaffenheit an, wie sie vor dem ATP-Zusatz bestanden hat (135, 136). Eine neuerliche Zugabe von ATP restituiert wieder die Dissoziation des Aktomyosins mit allen o.a. Begleiterscheinungen. Dieser Vorgang läßt sich beliebig oft wiederholen (8, 36).

J a i s l e (96) hat beobachtet, daß auch ohne ATP mit zunehmendem Alter der Aktomyosinlösung Dissoziation eintritt. Schon vorher hatten E d - s a l l und M e h l (43) die später von P o r t z e h l, S c h r a m m und W e b e r (163) bestätigte Beobachtung gemacht, daß bei hoher Ionenstärke ($\mu \gtrsim 1$) oder bei alkalischer Reaktion gelöstes Aktomyosin schon nach kurzer Lagerung dissoziiert.

Als Ursache für die Dissoziation des Aktomyosins gibt S z e n t - G y ö r g y i (197) eine elektrostatische Abstoßung zwischen L-Myosin und Aktin an. Das Aktin besitzt eine größere negative Überschußladung als das L-Myosin und sein I.P. liegt demnach bei einem niedrigeren p_H -Wert, als derjenige des L-Myosins. Wird nun die negative Überschußladung des L-Myosin geringer, so wachsen die elektrostatischen Anziehungskräfte zwischen den beiden Proteinen, während es im umgekehrten Fall zu einer Abstoßung kommt. Durch die Anlagerung von ATP wächst die negative Überschußladung des L-Myosin und es kommt deshalb zu einer Dissoziation (192).

Nach S t r a u b (191, 192) und anderen (1, 19, 135, 163, 213) hat neben

*) Der Ausdruck "Dissoziation" ist in diesem Zusammenhang nicht als ein elektrolytischer Vorgang zu verstehen, sondern als eine Art Desaggregation.

ATP eine Reihe anderer organischer und anorganischer Phosphate die Fähigkeit, gelöstes Aktomyosin zu dissoziieren. Besonders bei Temperaturen von 0°C und einer relativ hohen Salzkonzentration (0,6 mol KCl) bewirken schon geringe Mengen von Polyphosphaten eine augenblickliche Dissoziation des Aktomyosins (135, 191, 192, 197). 'A e s, B i r o und S t r a u b (1) konnten in Versuchen mit Pyrophosphat feststellen, daß es bei 25°C keine, bei 15°C eine geringe und bei 0°C eine sehr gute Dissoziationswirkung auf Aktomyosin hat (80). Die von ihnen untersuchten Polyphosphate zeigten in der Reihenfolge Pyrophosphat - Tripolyphosphat - ATP eine zunehmend bessere dissoziierende Wirkung auf den Aktomyosinkomplex (1).

B a i l e y und P e r r y (9) entdeckten, daß auch die SH-Komplexbildner, wie Salyrgan *) (117, 119) und Oxydantien, wie KMnO_4 die Dissoziation des Aktomyosins herbeiführen. Es liegt somit der Schluß nahe, daß die SH-Gruppen des Aktomyosins bei diesem Prozeß eine wesentliche Rolle spielen (9, 117, 119, 215). Die Affinität zu L-Myosin nimmt, wie S z e n t - G y ö r g y i (197) beobachtete, vom Aktin über die ATP zum Salyrgan zu. An diesem Vorgang sind ausschließlich die SH-Gruppen des Myosins beteiligt, denn wie Versuche von B a i l e y und P e r r y (9) sowie später von K u s c h i n s k y und T u r b a (117, 119) zeigten, war nur dann eine Beeinträchtigung der Aktomyosinbildung zu bemerken, wenn die SH-Gruppen des Myosins vergiftet waren.

Bei der Dissoziation des Aktomyosinsols wird im Gegensatz zur Superpräzipitation des Aktomyosingels die ATP nicht gespalten, sondern durch Vermittlung von Mg^{++} an das Aktomyosin bzw. L-Myosin gebunden. Diese Wirkung zeigen auch eine Reihe anderer organischer und anorganischer Polyphosphate (19, 117, 132, 191, 192, 213), die durch ATP-ase allerdings nicht angreifbar sind (6).

Die Dissoziationswirkung der ATP auf das Aktomyosin ist jedoch kein unter künstlichen Voraussetzungen geschaffener Sonderfall, sondern hat sein natürliches Analogon unter physiologischen Verhältnissen in der sogenannten Weichmacherwirkung der ATP auf die Muskelfibrille (8, 165, 215).

Als erster hat E n g e l h a r d t (47) 1946 darauf hingewiesen, daß ein belasteter Aktomyosinfaden sich beim Zufügen von ATP verlängert. Zu dem gleichen Ergebnis kamen später auch B u c h t h a l, D e u t s c h,

*) Eine komplexe Hg-Verbindung der Salizyl - Allylamid - o- Essigsäure.

Knappeis und Munch-Petersen (29). Nach Portzehl (165) beruht diese Dehnung, die von ihr als Weichmacherwirkung bezeichnet worden ist, auf der Polyphosphatkette der ATP, weil sie auch durch andere Polyphosphate erzeugt werden kann. Die Konzentration der zugefügten ATP muß dabei über dem Optimum für die Kontraktion bzw. Synärese liegen, um als Weichmacher wirken zu können (4, 215). Hasselbach, Hofschneider, Kaspar und Lutz (80) konnten bei Zugabe von Pyrophosphat bis zu 20°C im Aktomyosin-₀gel noch eine weichmachende Wirkung erzielen. Auch hierbei spielen, wie Bozler (27) erst in jüngster Zeit beobachtete, Mg^{++} eine wesentliche Rolle.

c) Die ATP-ase (Adenosintriphosphatase)

Durch die ATP-ase kommt es wie schon öfter erwähnt, zu einer Abspaltung der endständigen Phosphatgruppe der ATP, die somit zur Adenosindiphosphorsäure dephosphoryliert wird (4, 152). Die Enzymwirkung ist an das L-Myosin gebunden (152, 165, 198). Eine Blockierung der SH-Gruppen führt zur Aufhebung der ATP-ase-Aktivität, d.h. auch die ATP-ase ist an das Vorhandensein reaktiver SH-Gruppen gebunden (9, 118).

Die ATP-ase-Wirkung des Aktomyosin-₀gels ist stärker als diejenige des Sols (215), welche mit der von L-Myosinlösungen unter allen Bedingungen quantitativ übereinstimmt (79). Zwischen der Enzymwirkung des Gels und des Sols bestehen jedoch einige bemerkenswerte Unterschiede (12, 79, 197).

Die Optima an Wirkung sind beim Gel etwa bei p_H 6,0 und 7,2 mit einem dazwischenliegenden Minimum bei p_H 6,7 (16, 173). Das Aktomyosin-₀sol und das L-Myosin haben bei Abwesenheit von Erdalkali im p_H -Bereich zwischen 7 und 9 kein ausgesprochenes ATP-ase-Optimum (173).

Der ATP-Umsatz des Gels ist von einer ATP-Konzentration von $2 \cdot 10^{-4}$ mol an bis zur Lösungsgrenze des Aktomyosins konzentrationsunabhängig, während der des Sols und des L-Myosins mit steigender ATP-Konzentration langsam und geradlinig abfällt (79).

Im Aktomyosin-₀gel jedoch wird der ATP-Umsatz bei einer Mg^{++} -Konzentration bis zu $3 \cdot 10^{-4}$ mol um 100 - 300 % gesteigert (25, 79, 150). Ca^{++} aktivieren Aktomyosin- und L-Myosin-ATP-ase, aber die Förderung der Aktomyosin-ATP-ase beträgt nur 1/3 der der L-Myosin-ATP-ase (79).

Die Steigerung der Aktomyosin-ATP-ase durch Mg^{++} hängt jedoch weitgehend

von der Gesamtionenstärke ab. Bei $\mu = 0,05$ bewirken Mg^{++} eine Förderung der ATP-ase-Aktivität, die beim Anstieg der Ionenstärke stetig abnimmt, um bei $\mu = 0,15 - 0,2$ völlig zu verschwinden (25, 152).

Wie sehr die ATP-ase-Aktivität von der Gegenwart von Erdalkalien abhängt, zeigten S p i c e r und B o w e n (183). Wurden die Erdalkalien durch Waschung mit Grahamschem Salz oder Äthylendiamintetracetat weitgehend entfernt, so verlor das Aktomyosin die Fähigkeit, ATP zu spalten und gleichzeitig trat trotz der ATP-Anwesenheit keine Dissoziation in Aktin und L-Myosin ein (215). Während Ca^{++} -Zusatz lediglich die ATP-Spaltung wiederherstellt, restituiert Mg^{++} -Zusatz sowohl die Spaltung als auch die Dissoziation (4, 27, 79, 183).

Der Einfluß der ATP auf die Aktomyosin-ATP-ase wurde schon im vorhergehenden Abschnitt berührt. P e r r y (151) fand einen engen Zusammenhang zwischen der Mg -Konzentration und derjenigen ATP-Konzentration, oberhalb derer die Enzymtätigkeit gehemmt wird und die ATP nur noch als Weichmacher wirkt. Bei seinen Versuchen an isolierten Myofibrillen aus frischen oder glyzerinierten Muskeln stellte P e r r y bei einer Ionenstärke von $\mu = 0,16$ und in Gegenwart von $0,005 \text{ mol } MgCl_2$ fest, daß die Hemmung der ATP-ase dann einsetzt, wenn die Mol-Konzentration der ATP diejenige des Mg übersteigt. Daraus wird gefolgert, daß in der Zelle für das ATP-ase-System kein freies Mg mehr vorhanden ist und somit bei gleichbleibender ATP-Menge die Phosphatase-wirkung gering ist (151).

Im Muskel findet ATP-Spaltung nur bei entsprechender Reizung statt (215). Die Frage, wodurch im ruhenden Muskel die Spaltung von ATP unterdrückt wird, während dieselbe ATP-Konzentration bei Modellen stets Kontraktion und ATP-Spaltung hervorruft, (4, 152, 197, 215) war lange ungeklärt. B a i l e y und M a r s h (10) und M a r s h (129) konnten im Sarkoplasmaextrakten einen Faktor nachweisen, der auch in Modellen die ATP-Spaltung hemmt. Die ATP bewirkt sogar eine Verlängerung der Myofibrillen (129). B e n d a l l (20) zeigte, daß der Hemmfaktor ("Marsh-Faktor") einen durch ATP kontrahierten Aktomyosinfaden zum Erschlaffen bringt. Er glaubte später, daß dieser Faktor mit Myokinase *) identisch sei (21). K u m a g a i, E b a s h i und T a k e d a (116) extrahierten jedoch aus dem Sarkoplasma zwei Hemmungsfaktoren, von denen sie annahmen, daß sie keine Myokinase enthalten.

*) Myokinase ist ein Ferment, welches aus 2 mol ADP 1 mol ATP etwa nach der Gleichung aufbaut: $2 \text{ ADP } \xrightarrow{\text{Myokinase}} 1 \text{ ATP} + 1 \text{ AMP}$ (152).

P e r r y (152) glaubt, daß der sogenannte Marsh-Bendall'sche Faktor entweder dadurch wirkt, daß er das freie Mg verringert, oder aber, daß er die ATP auf sehr hoher Konzentration hält. Letzteres wird vor allem von L o - r a n d (125), G o o d a l l und S z e n t - G y ö r g y i (66), B o z - l e r (26) und neuerdings von M o o s und L o r a n d (137) gestützt, die nachweisen konnten, daß in einem System, in welchem neben ATP auch Krea-
tinphosphorsäure (KP) und eine Transphosphorylase vorhanden sind, der ATP-Spiegel trotz der ATP-ase-Aktivität konstant bleibt, wobei die auftretende ADP über folgendes Schema wieder zu ATP phosphoryliert wird: $ADP + KP \xrightarrow{\text{Transphosphorylase}} ATP + \text{Kreatinin}$. Dazu sind Mg^{++} notwendig, während Ca^{++} diesen Vorgang völlig verhindern (137, 166).

P o r t z e h l (166) fand dagegen auch dann eine Kontraktion der Aktomyo-sinfaser, wenn KP und Transphosphorylase in Konzentrationen vorhanden wa-ren, die eine Bildung von freien ADP verhinderte.

H a s s e l b a c h und W e b e r (82) vertreten deshalb auch die An-sicht, daß der Marsh-Bendall'sche Erschlaffungsfaktor die normale ATP-Kon-zentration zur Über-optimalen Konzentration (79) macht, indem die Grenze der ATP-Konzentration, oberhalb deren keine Spaltung mehr eintritt, zu nie-drigeren Werten hin verschoben wird.

B r i g g s und P o r t z e h l (28) konnten beobachten, daß die Hem-mung bei $p_H = 6$ stärker ausgeprägt ist als bei $p_H = 7$. Die Wirkung des Fak-tors wird durch Mg^{++} wesentlich verbessert, während Ca^{++} den Faktor bin-den (166) und ihn in einer $7 \cdot 10^{-4}$ mol Konzentration völlig unwirksam ma-chen. Auch B e n d a l l (20) berichtet, daß der Erschlaffungsfaktor sei-ne phosphatasehemmende Wirkung nicht entfalten kann, wenn Ca^{++} zugegen sind. Daß dies auch unter physiologischen Verhältnissen gilt, bewies N i e d e r - g e r k e (139), der durch Ca-Injektionen in eine ruhende, isolierte Muskel-faser, eine Kontraktion hervorrufen konnte. Ca^{++} führen also auch über die Ausschaltung des Marsh-Bendall'schen Hemmungsfaktors zu einer Erhöhung der ATP-ase-Tätigkeit (82).

VI. Die Vorgänge im Muskel, die zur Ausbildung der Totenstarre führen

E r d ö s (48) fand als erster einen engen Zusammenhang zwischen dem Be-ginn der Totenstarre und dem ATP-Abbau. Genauere Untersuchungen von B a -

t e - S m i t h und B e n d a l l (16) zeigten, daß der ATP-Spiegel auch nach dem Tode noch längere Zeit auf dem Niveau des ruhenden Muskels bleibt. Das bedeutet, daß die ATP im selben Maße wie sie abgebaut, auch wieder aufgebaut wird. B e n d a l l (18) und L a w r i e (123) wiesen darauf hin, daß die Resynthese der ATP aus ADP wesentlich abhängt vom Abbau der Kreatinphosphorsäure zu Kreatinin und Orthophosphorsäure. Durch eine Transphosphorylase wird die Phosphorsäure dann mit der ADP gekoppelt. Wenn die Kreatinphosphorsäure, die gewissermaßen als Phosphorsäurespeicher wirkt, zu etwa 70 % dephosphoryliert ist, beginnt der ATP-Spiegel zu sinken (18). Die Abnahme der ATP und damit der Beginn des Rigor mortis, hängt also wesentlich vom Vorrat an Kreatinphosphorsäure, aber auch von der Glykogenmenge ab (16). Bei ausgeruhten, wohlgenährten Tieren sind die Konzentrationen von Kreatinphosphorsäure und von Glykogen im Muskel hoch, während sie bei schlecht genährten stark vermindert und bei abgehetzten oder erschöpften Tieren nahezu Null sind. Auch durch heftige Bewegung in der Agonie kann der Vorrat an diesen Stoffen stark verringert werden (18, 123). B e n d a l l (18) konnte bei ausgeruhten und gutgefütterten Kaninchen feststellen, daß der ATP-Spiegel erst 200 min post mortem zu sinken beginnt und noch nach 11 Stunden nicht völlig verschwunden ist. Dagegen führen heftige Bewegungen vor und während der Tötung genauso wie Erschöpfungszustände schon nach 20 - 30 min zu einem Absinken des ATP-Spiegels und spätestens nach 5 Stunden ist die ATP völlig abgebaut.

B a n g a (13) beobachtete, daß der ATP-Abbau im toten Muskel nur durch einen Bruchteil der myofibrillären ATP-ase-Aktivität verursacht wird. B a t e - S m i t h und B e n d a l l (15) machten dafür ein eigenes Ferment, die Sarkoplasma-ATP-ase, verantwortlich. P e r r y (151) wendet dagegen ein, daß auch im Sarkoplasma die myofibrilläre ATP-ase wirksam sein kann. Ihre Aktivität wird anfangs durch den Erschlaffungsfaktor noch gehemmt, der aber bald durch das Absinken des p_H wirkungslos wird. P e r r y (151) hält es jedoch für nicht unmöglich, daß ein zusätzliches Ferment, das im saueren Milieu (p_H 6,3) seine Wirksamkeit erhöht, sogar die ATP-Spaltung forciert.

VII. Der Fleischbrei

Der Fleischbrei, wie er zur Brühwurstfabrikation hergestellt wird, ist nicht homogen, sondern stellt ein Gemisch aus Muskeleiweißkörpern, Substanzen bin-

degewebiger Herkunft, Fett, Salzen und Wasser dar.

Bei der Brätherstellung ist aus geschmacklichen Gründen ein Kochsalzzusatz von 3 % bezogen auf die fremdwasserfreie Substanz üblich. Durch diesen Zusatz wird die von B o s c h (24) und D u b u i s s o n (40) mit etwa $\mu = 0,26$ für den Muskel angegebene Ionenstärke auf 0,6 erhöht. Damit ist im Fleischbrei auch für die fibrillären Muskeleiweißkörper die Löslichkeitsgrenze (215) überschritten, so daß auch fibrilläres Muskeleiweiß in Lösung gehen kann (42, 80, 84, 105). Lediglich das Stromaeiweiß ist in dieser Salzkonzentration unlöslich (211, 212). Die Menge des gelösten fibrillären Muskeleiweißes und seine Lösungsgeschwindigkeit sind weitgehend abhängig von der Größe des lösenden Raumes (Lösungsmittelvolumen) und der Permeabilität der Zellmembranen. Auf das Brät Übertragen heißt das, daß für das Inlösunggehen von fibrillärem Muskeleiweiß die Menge des zugekutterten Wassers (107) und der Zerkleinerungsgrad (78) von Bedeutung sind.

Die Extraktion der fibrillären Muskeleiweißkörper wird stark beschleunigt und die Extraktionsausbeute erheblich erhöht, wenn das Aktomyosin dissoziiert vorliegt (212). Dies ist dann der Fall, wenn der natürliche ATP-Spiegel des Fleisches noch genügend hoch ist, wie etwa in den ersten Stunden nach der Schlachtung, oder wenn andere dissoziierend wirkende Ionen vorhanden sind (215).

Zum Lösungsvorgang führt K o t t e r (107) aus, daß sich das L-Myosin lediglich an der Oberfläche der suspendierten Muskelteilchen direkt lösen kann, während es in der Tiefe größerer Teilchen zu einer Art osmotischer Quellung kommt, wobei die Aktomyosinfäden je nach der Menge des verfügbaren Lösungsmittels mehr oder weniger solvatisiert sind. Den Zustand, bei dem die Teilchen zwar völlig solvatisiert, infolge ihrer Attraktionssphären aber nicht freibeweglich sind, bezeichnet S t a u d i n g e r (184, 187) als Gellösung.

1. Die rheologischen Eigenschaften des Fleischbreies

Brät ist ein plastischer Körper, der erst dann zu fließen beginnt, wenn die Schubspannung einen bestimmten Betrag erreicht hat (107). Bei weiterer Steigerung des Geschwindigkeitsgefälles nimmt die Viskosität immer mehr ab (107, 159). Der Fleischbrei zeigt daher nicht die Eigenschaften eines Bingham'schen Körpers (22, 23), sondern gehört nach der Klassifika-

tion von O l d r o y d (140) zu den Stoffen mit nicht-Bingham'schem Fließverhalten. H e i ß und B a r t u s c h (85) haben für ein solches Verhalten die Bezeichnung "quasiplastisches Fließen" geprägt. Das rheologische Verhalten des Fleischbreies ist auf Grund seiner plastischen und strukturskosen Eigenschaften durch die Fließkurve, die Fließgrenze und die asymptotische Viskosität charakterisiert (22, 23, 155).

Die asymptotische Viskosität η_{∞} ist dann erreicht, wenn bei entsprechend hohem Geschwindigkeitsgefälle die Fließkurve in einen geradlinigen Ast übergeht (141, 154, 157). Da in diesen Schubspannungsbereichen Orientierungs- (187) und Vernetzungseffekte (30, 61) sowie Aggregationen (88, 89, 128, 153) weitgehend ausgeschlossen sind, dürfte die asymptotische Viskosität nach K o t t e r (107) unter bestimmten Bedingungen auch Aufschluß über die Dicke der Teilchen bzw. deren Hydratationszustand geben.

Die andere wichtige Materialkonstante aller plastischen Körper ist die Fließgrenze (22, 23, 141). Sie wird im Falle des Brätes von K o t t e r (107) durch rechnerische Extrapolation der Fließkurve nach $D = 0$ annähernd erhalten.

2. Der Einfluß verschiedener Salzzusätze auf die rheologischen Eigenschaften des Fleischbreies

Bei der Zugabe von 2 - 3 % NaCl zieht das gekutterte Fleisch stark an (17). Jedoch auch bei Zugabe von milchsauen und zitronensauren Salzen konnte H e n n e c k e (86) schon während des Kuttervorganges eine deutliche Versteifung des Brätes feststellen.

K o t t e r, P r ä n d l und R o l l e (106) haben auch beim Zusatz anderer Salze zum salzfreien Brät eine Erhöhung der Viskosität beobachtet. Mit kondensierten Phosphaten - das Grahamsche Salz ausgenommen - war die geringste Viskositätserhöhung zu notieren.

Dem steht jedoch die Annahme von L e r c h e (124) gegenüber, daß ein Brät mit Phosphaten eine höhere Viskosität und eine stärkere Gelverfestigung zeigt, als ein nur mit Kochsalz hergestelltes Brät. Der Grund dafür wird in einer durch den Phosphatzusatz bedingten Quellung erblickt. Auch H a m m (73, 74) beschreibt eine Erhöhung der Konsistenz und macht dafür das Erdalkalibindungsvermögen der kondensierten Phosphate verantwortlich. Dies wird

damit begründet, daß auch erdalkalibindende Kationenaustauscher, wie z.B. Lewatit, die gleichen Veränderungen im Brät hervorrufen sollen wie die kondensierten Phosphate (73, 107).

Nach G r a u (67) besteht die Phosphatwirkung auf Brät in einer Erhöhung der Quellung, die zu einer Viskositätsabnahme gegenüber der Kochsalzkontrolle führen soll. Nach Angaben aus der Praxis führt die Beigabe kondensierter Phosphate auch tatsächlich zu einer Verminderung der Konsistenz des Fleischbreies (62). K o t t e r (104) hat dies auch in Viskositätsuntersuchungen an kochsalzhaltigem Brät bestätigt gefunden. Auch M ö h l e r und K i e r m e i e r (131) beobachteten bei Polyphosphatzusatz zum NaCl-haltigen Fleischbrei eine Viskositätsabnahme gegenüber dem reinen Kochsalzbrät und geben als Ursache eine Änderung der das Gefüge zusammenhaltenden Kräfte an. K o t t e r (107) erklärt diesen Vorgang als eine Abnahme sowohl der Kräfte zwischen den Proteinteilchen, als auch der Wechselwirkungen zwischen den Eiweißmolekülen und dem Lösungsmittel. Er fand in seinen Untersuchungen, daß die Viskosität eines Brätes, dem 2 % Kochsalz zugesetzt waren, durch einen weiteren Zusatz von 0,5 % kondensierter Phosphate erniedrigt wird. Lediglich Grahamsches Salz läßt diese Wirkung vermissen (106, 107). Die Beobachtung von H e n n e c k e (86), daß auch Orthophosphate eine Viskositätsabnahme bewirken, fand in den Untersuchungen von K o t t e r keine Bestätigung (107). Das unterschiedliche Fließverhalten phosphathaltiger und -freier Bräte hat K o t t e r (107) in Fließkurven dargestellt. Daraus ist zu ersehen, daß die Fließkurve des Brätes mit Pyrophosphatzusatz steiler verläuft, als diejenige der Bräte mit anderen Salzen und daß das Schubspannungsintervall von $\dot{\gamma}_0$ nach $\dot{\gamma}_\infty$ geringer ist. Daraus ergibt sich, daß bestimmte kondensierte Phosphate sowohl die scheinbare als auch die Strukturviskosität im Brät erniedrigen. Auf Grund der Tatsache, daß sich lange Teilchen in der Strömung besser orientieren als kurze und in den untersuchten Fleischbreien bei gleichen ΔD stets $\Delta \dot{\gamma}_{NaCl} > \Delta \dot{\gamma}_{H_2P_2O_4}$ nimmt K o t t e r (107) an, daß im Brät mit Phosphatzusatz kürzere Teilchen vorliegen. Dies kann dadurch bedingt sein, daß strömungslabile Assoziate vermindert werden, oder die Fadenmoleküle infolge Abnahme der Hydratation eine Verkürzung erfahren, oder daß sogar eine Aufspaltung der Moleküle zustande kommt (107). Für letzteres spricht nach K o t t e r (107) die Tatsache, daß den kondensierten Phosphaten eine spezifisch "dissoziierende" Wirkung auf den Aktomyosinkomplex zukommt (149, 165, 215).

C. Eigene Untersuchungen

Dem rheologischen Verhalten des Brätes kommt nach den Erfahrungen des Handwerkes im Hinblick auf die Koagulation des Muskeleiweißes beim nachfolgenden Brühprozeß eine große Bedeutung zu. Die salzhaltigen Kutterhilfsmittel bewirken im Brät nun aber sehr unterschiedliche Konsistenzänderungen. Nach Auswertung der Literatur wurde meine experimentelle Aufgabe dahingehend präzisiert, die rheologischen Einflüsse von Salzen auf das Brät unter Berücksichtigung von der Lagerung des Fleisches, der Temperatur und der Salzkonzentration zu prüfen.

I. Material und Methodik

Zur Herstellung des Brätes wurde Fleisch aus der Glutaengruppe etwa einjähriger, mittel- bis gutgenährter Jungbullen verwendet. Das schlachtwarne Fleisch wurde dann entweder sofort weiterverarbeitet, oder vorher 48 Stunden bei $+ 4^{\circ} \text{C}$ im Kühlschrank gelagert.

Bei der Herstellung des Brätes wurde in allen Versuchen folgendermaßen verfahren: Das Fleisch wurde von Sehnen, Faszien und Fetteilen befreit und im Fleischwolf zerkleinert. Dann wurden Portionen zu 100 g abgewogen und im Star-mix mit je 50 ml gekühlter Salzlösung ($+ 4^{\circ} \text{C}$) homogenisiert. Die Salzlösung wurde jeweils nach und nach in kleinen Portionen zugesetzt. Die Zerkleinerungsdauer betrug 2 min. bei höchster Umlaufstufe. Das fertige Brät wurde über Nacht im Kühlschrank aufbewahrt und dann gemessen.

Die in Prozenten angegebene Salzkonzentration bezieht sich jeweils auf die Gesamtmasse. Wenn nicht anders angegeben, beträgt die Kochsalzkonzentration 2 % und die der übrigen Salze 0,5 %.

In die Untersuchungen wurden folgende Salze einbezogen: Kochsalz (NaCl), Trinatriumzitrat ($\text{C}_6\text{H}_5\text{O}_7\text{Na}_3 + 5\frac{1}{2}\text{H}_2\text{O}$), Natriumtartrat ($\text{Na}_2\text{C}_4\text{H}_4\text{O}_6 + 2\text{H}_2\text{O}$), Natriumlactat ($\text{NaC}_3\text{H}_5\text{O}_2$), Dinatriumphosphat ($\text{Na}_2\text{HPO}_4 + 2\text{H}_2\text{O}$), Natriumtrimetaphosphat ($\text{Na}_3\text{P}_3\text{O}_9 - 4\text{H}_2\text{O}$) (Chem. Fabrik Joh. A. Benckiser, Ludwigshafen), Grahamsches Salz ($\text{NaPO}_3 \times \text{H}_2\text{O}$) (Chem. Werke Albert, Wiesbaden): 68,4 % P_2O_7 , hiervon 51,8 % in Kettenlänge über 20 P, 7,2 % zwischen 17 und 20 P, 1,9 % zwischen 13 und 16 P, 1,9 % zwischen 9 und 12 P, 1,1 % zwischen 5 und 8 P und

4,1 % Trimetaphosphat, Kurrolsches Salz (NaPO_3) + H_2O (Chem. Fabrik Joh. A. Benckiser, Ludwigshafen), Tetranatriumtripolyphosphat ($\text{Na}_4\text{H}_2\text{P}_3\text{O}_{10} - 4\text{H}_2\text{O}$), und Tetranatriumpyrophosphat ($\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7 + 10\text{H}_2\text{O}$).

Alle Salze, außer dem Kurrolschen Salz, waren in den verwendeten Mengen völlig löslich. Das Kurrolsche Salz wurde als Suspension verwendet.

Alle Lösungen waren auf einen p_{H} -Wert von 6,0 eingestellt.

Die rheologischen Untersuchungen wurden mit dem Drage-Strukturviskosimeter (Fa. Epprecht, Zürich) vorgenommen. Dem Meßprinzip nach ist es ein absolutmessendes Rotationsviskosimeter (205), bei dem jedoch der Innenzylinder rotiert, während der Aussenzylinder ruht. Der Innenzylinder, der unten und oben kegelförmig zuläuft, ist über eine Achse mit einem drehbar aufgehängten Synchronmotor verbunden. Je nach der Zähigkeit der zu prüfenden Substanz wird der Meßkörper mehr oder weniger gebremst und das dabei auftretende Drehmoment wird auf den Motor übertragen und von einer Stahlfeder aufgenommen. Der Motor kann nur so weit aus seiner Ruhelage gedreht werden, bis sich die auf den Meßkörper wirkende Reibung und die Spannkraft der Feder das Gleichgewicht halten. Mit dem Motor direkt verbunden ist ein Zeiger, der somit die Abdrehung des Motors aus der Ruhelage auf einer Skala anzeigt. Durch Multiplikation der Skalenteile mit aus Tabellen zu entnehmenden Zahlen kann die Schubspannung bzw. die Viskosität errechnet werden.

Das verwendete Strukturviskosimeter ermöglicht Messungen bei drei verschiedenen Umdrehungs- und damit Winkelgeschwindigkeiten ($\Omega = \frac{U}{\text{sec}} \cdot 2\pi$):

$$\begin{aligned} N_1 &= 20,48 \text{ U/min} : \Omega_1 = 2,14 \text{ sec}^{-1} \\ N_2 &= 64 \text{ U/min} : \Omega_2 = 6,7 \text{ sec}^{-1} \\ N_3 &= 200 \text{ U/min} : \Omega_3 = 20,94 \text{ sec}^{-1} \end{aligned}$$

Durch Verwendung verschiedener Meßsysteme (Meßbecher und Innenzylinder) ist ein Meßbereich von $3 - 3 \cdot 10^5$ cP gegeben. Die anlegbaren Geschwindigkeitsgefälle ($\dot{\gamma}$) reichen von 5,71 bis 295 sec^{-1} .

Alle hier beschriebenen Versuche wurden mit dem Meßsystem D durchgeführt, dessen Meßbereich zwischen $30 - 3000$ P liegt.

Die Einfüllung des Meßgutes in die Meßbecher bereitete anfangs Schwierigkeiten, da es oft nicht zu verhindern war, daß sich größere Hohlräume bildeten, wodurch es zu erheblichen Meßungenauigkeiten kam. Diese Schwierigkeit war dadurch zu beheben, daß das Brät nur in etwa erbsengroßen Stücken mit Hilfe

eines Spatels in den Meßbecher eingefüllt wurde.

Die gleichmäßigsten Meßwerte waren mit sehr bindegewebsarmem Brät zu erhalten, denn die trotz feinsten Zerkleinerung im Brät verbliebenen Bindegewebsfäden wickelten sich im Laufe der Messung meist um die Aufhängevorrichtung des Meßkörpers und verursachten dadurch starke Schwankungen der Meßwerte. Diese Störung kann dadurch beseitigt werden, daß möglichst rasch (in etwa 1 - 2 min) und bei steigendem Geschwindigkeitsgefälle gemessen wird.

Jede Messung wurde zweimal durchgeführt. Waren die Abweichungen der erhaltenen Meßwerte größer als ± 2 Skalenteile, so wurden weitere Messungen vorgenommen.

Das Meßgut hatte während des Meßvorganges eine konstante Temperatur von $2 - 4^{\circ} \text{C}$.

II. Versuche und Ergebnisse

1. Der Einfluß verschiedener Salze auf das Fließverhalten des Brätes

Die bei der Zerkleinerung des Fleisches zugegebenen Salzlösungen waren so zusammengestellt, daß der Fleischbrei jeweils 2 % NaCl und 0,5 % des entsprechenden Salzes enthielt. Als Kontrolle diente Brät, das lediglich mit 2,5 % NaCl versetzt war.

Die in diesen Fleischbreien gemessenen Schubspannungs- und Viskositätswerte bei drei verschiedenen Geschwindigkeitsgefällen sind in Tabelle 1 zusammengefaßt und die sich daraus ergebenden Fließkurven in Abbildung 1 dargestellt.

Tabelle 1: Schubspannungs- und Viskositätswerte in Fleischbreien mit verschiedenen Salzzusätzen bei verschiedenen Geschwindigkeitsgefällen.

Geschwindigkeits- gefälle in sec^{-1}	5,719 (I)		17,87 (II)		55,85 (III)	
Salze	τ_I	η_I	τ_{II}	η_{II}	τ_{III}	η_{III}
Kochsalz	5100	892	7140	399	9996	178
Trinatriumzitat	4896	856	6936	388	9792	175
Natriumtartrat	4896	856	7140	399	9996	178
Natriumlactat	5100	892	7374	410	10200	182
Dinatriumphosphat	4896	956	7140	399	996	178
Natriumtrimetaphosphat	5100	892	7344	410	996	178
Grahamsches Salz	5304	927	7344	410	996	178
Kurrolsches Salz	5304	927	7344	410	10200	182
Tetranatriumtripoly- phosphat	3672	642	5304	296	6732	120
Tetranatriumpyro- phosphat	4284	749	6120	342	8160	146

Aus Tabelle 1 und Abbildung 1 ergibt sich, daß nur das Pyrophosphat und das Tripolyphosphat in der Lage sind, die Viskosität gegenüber dem Kochsalzbrät in signifikanter Weise zu senken. Bei allen übrigen untersuchten Salzen kann ein wesentliches Abweichen ihrer Viskositätswerte und Fließkurven von der der Kontrolle nicht festgestellt werden. Die beiden Polyphosphate senken nicht nur die Viskosität als solche, sondern vermindern auch den Schubspannungsbereich, in welchem Strukturviskosität herrscht. Beim Vergleichen ihrer Wirkungen auf das Brät zeigt sich das Tripolyphosphat dem Pyrophosphat deutlich überlegen.

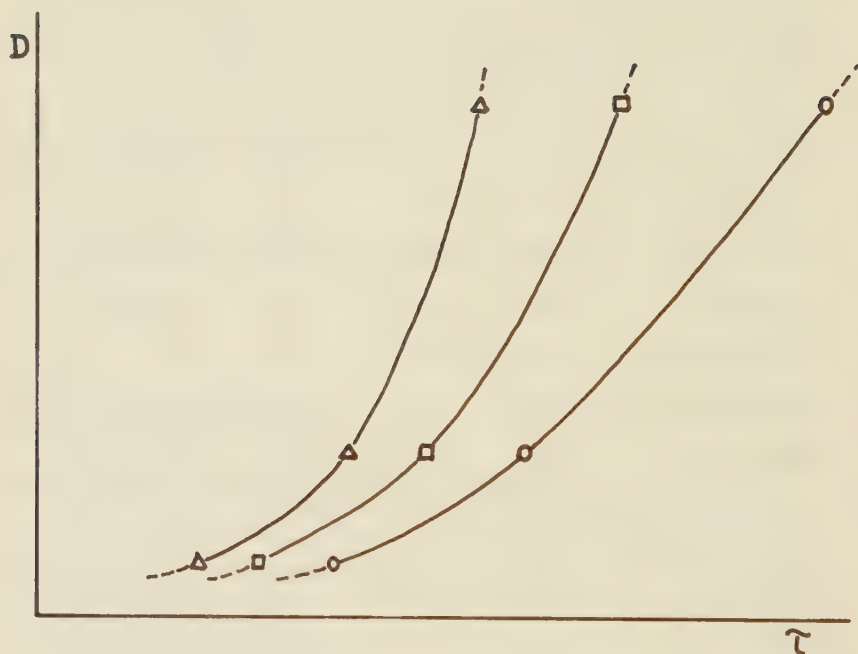


Abb. 1: Einfluß der Salzart auf das Fließverhalten des Bräts.

○—○ 2 % NaCl + 0,5 % NaCl

□—□ 2 % NaCl + 0,5 % $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$

△—△ 2 % NaCl + 0,5 % Na_4HPO_4

Meßtemperatur: +2° C

(etwa identisch mit
den hier nicht ange-
führten Salzen aus
Tab. 1)

2. Der Einfluß von kondensierten Phosphaten auf die Viskosität eines Brätes,
das aus schlachtwarmem Fleisch hergestellt worden war

Als Ausgangsmaterial diente schlachtwarmes Fleisch, das etwa 1 1/2 bis 2 Stunden nach der Schlachtung verarbeitet wurde. Es wurde die Wirkung von Pyro- und Tripolyphosphat sowie des Grahamschen Salzes geprüft im Vergleich zu NaCl.

Die Viskosität des Brätes wurde nach 7-stündiger Aufbewahrung im Kühlschrank (+ 4° C), bei einer Temperatur von 3° C gemessen.

Tabelle 2: Schubspannungs- und Viskositätswerte aus Fleischbreien schlachtwarmen Fleisches mit NaCl, Pyro- und Tripolyphosphat sowie Grahamschem Salz bei verschiedenen Geschwindigkeitsgefällen.

Geschwindigkeits- gefälle in sec ⁻¹	5,719 (I)		17,87 (II)		55,85 (III)	
Salze	τ	η	τ	η	τ	η
Kochsalz	2244	392	3264	182	5100	91
Tetranatriumpyro- phosphat	2040	357	3060	171	5100	91
Tetranatriumtri- polyphosphat	2244	392	3264	182	5100	91
Grahamsches Salz	2244	392	3468	193	5274	94

Mit dem gleichen Fleisch wurden die Versuche nach 48-stündiger Lagerung wiederholt (Tabelle 3, Abbildung 2).

Tabelle 3: Gleiche Versuche wie in Tabelle 2, wobei zwar Fleisch vom gleichen Tier verwendet wurde, aber die Zerkleinerung erst 48 Stunden später stattfand.

Geschwindigkeits- gefälle in sec ⁻¹	5,719 (I)		17,87 (II)		55,85(III)	
Salze	τ	z	τ	z	τ	z
Kochsalz	6120	1080	8160	456	11016	200
Tetranatriumpyro- phosphat	4488	770	6732	365	7752	154
Tetranatriumtri- polyphosphat	4284	735	5508	297	8976	136
Grahamsches Salz	6120	1080	8160	456	11016	200

Während bei schlachtwarmem Fleisch keines der verwendeten Salze eine Viskositätsänderung gegenüber der Kontrolle verursachte, zeigte sich bei Verwendung gelagerten Fleisches in Gegenwart von Polyphosphaten - mit Ausnahme des Grahamschen Salzes - ein deutlicher Viskositätsabfall.

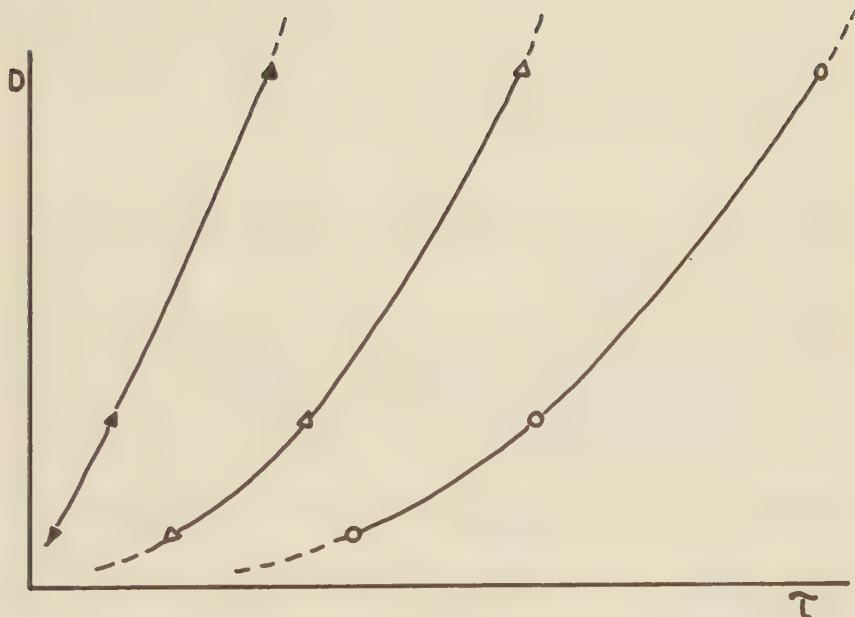


Abb. 2: Vergleich des Viskositätseinflusses von Polyphosphaten auf Brät aus schlachtwarmem Fleisch und Brät aus 48 Stunden gelagertem Fleisch.

- ▲ ————— ▲

Brät aus schlachtwarmem Fleisch, dem
2 % NaCl + 0,5% der in Tabelle 2 genannten
Salze zugesetzt worden waren;
- △ ————— △

Brät aus 48 Stunden gelagertem Fleisch mit
2 % NaCl + 0,5 % NaHP_2O_6 ;
- ————— ○

Brät aus 48 Stunden gelagertem Fleisch mit
2 % NaCl + 0,5 % NaCl.

Beim Vergleich der mit schlachtwarmem Fleisch erhaltenen Fließkurve mit den Fließkurven aus gelagertem Fleisch zeigt sich, daß das Brät aus schlachtwarmem Fleisch eine deutlich niedrigere Viskosität hat als die Bräte aus gelagertem Fleisch, und zwar dann, wenn letzterem Polyphosphate zugesetzt waren. In einem Versuch allerdings vermochte der NaHP O_4^{310} -Zusatz zu gelagertem Fleisch die Viskosität so stark zu erniedrigen, daß sich seine Fließkurve mit der des Brätes aus frischem Fleisch deckte. Allerdings konnte in diesem Falle das "schlachtwarne" Fleisch erst 7 Stunden p.m. verarbeitet werden und stammte von einem etwas abgemagerten Tiere.

3. Der Einfluß der Temperatur auf die Viskositätserniedrigende Wirkung der kondensierten Phosphate

Es wurde geprüft, inwieweit die Wirkung der Polyphosphate auf das Brät temperaturbedingt ist. Dabei wurde so vorgegangen, daß die eine Probe 7 Stunden in ein Wasserbad von $+ 20^\circ \text{C}$ gestellt wurde, während die andere für die gleiche Zeit im Kühlschrank bei $+ 4^\circ \text{C}$ aufbewahrt wurde. Die Messung fand im Viskosimeter bei $+ 10^\circ \text{C}$ statt.

Tabelle 4: Abhängigkeit der Viskosität von Fleischbreien mit Polyphosphaten von der Temperatur.

Geschwindigkeits- gefälle in sec^{-1}	5,719 (I)		17,87 (II)		55,85 (III)	
Salze	24°	220°	24°	220°	24°	220°
Kochsalz	998	998	399	388	164	164
Tetranatriumpyrophosphat	464	1105	217	410	110	171
Tetranatriumtripolyphosphat	321	1070	182	399	91	164

Wie Tabelle 4 zeigt, ist die Viskosität in Gegenwart von Polyphosphaten deutlich temperaturabhängig. Die viskositätserniedrigende Wirkung der kondensierten Phosphate war nur bei $+ 4^\circ \text{C}$ bemerkbar, nicht jedoch bei einer Temperatur von 20°C , wo die Viskositätswerte für das Phosphatbrät und die

Kochsalzvergleichsprobe bei den einzelnen Geschwindigkeitsstufen annähernd dieselben waren.

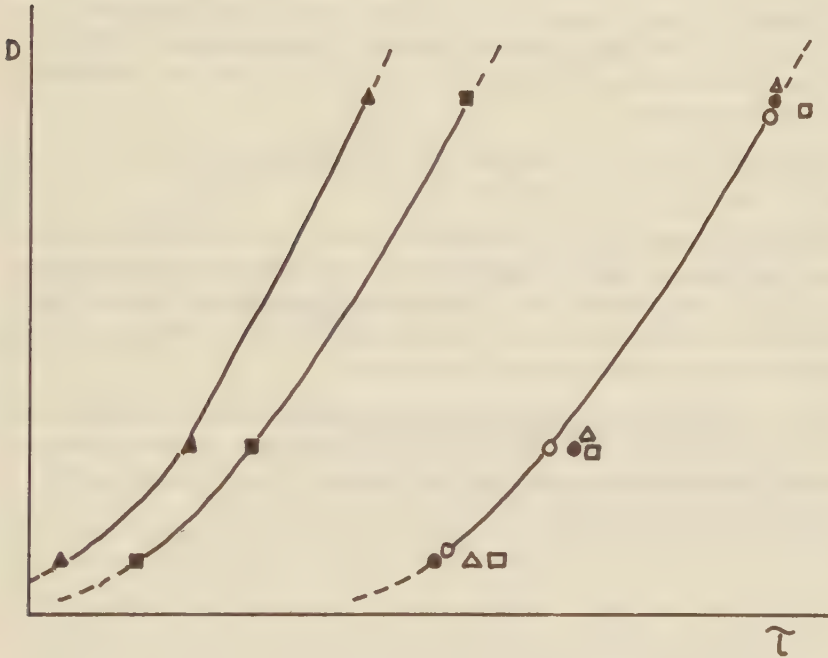


Abb. 3: Die Abhängigkeit des Fließverhaltens von mit kondensierten Phosphaten versetztem Brät von der Temperatur

- — ○ Kochsalzbrät (2,5 % NaCl);
- — □ Brät mit 2 % NaCl + 0,5 % $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$;
- △ — △ Brät mit 2 % NaCl + 0,5 % $\text{Na}_4\text{HP}_3\text{O}_{10}$;

Leere Zeichen: Brät aufbewahrt bei + 20° C;
 volle Zeichen: Brät aufbewahrt bei + 4° C.

4. Viskositätsänderungen durch kondensierte Phosphate bei verschieden stark gesalzenen Fleischbreien

100 g Fleisch werden jeweils mit 75 ml einer Kochsalzlösung zerkleinert, die im Fleischbrei einen Kochsalzgehalt von 2 %, 1,5 %, 1,0 %, 0,5 % oder 0 % garantieren. Die Proben wurden dann noch mit 0,5 % Grahamschem Salz bzw. Tetranatriumtripolyphosphat versetzt. Zum Vergleich wurden die reinen Kochsalzproben untersucht.

Die Versuche zeigen, daß Grahamsches Salz keine Änderung der Viskosität gegenüber reinem Kochsalzbrät hervorruft.

Die konzentrationsabhängige Viskositätszunahme ist bei Kochsalz und Grahamschem Salz zwischen salzfreiem Brät und Brät mit einer Gesamtkonzentration von nur 0,5 % am stärksten. Der Viskositätsanstieg nimmt bei höher werdenden Salzkonzentrationen immer mehr ab und von etwa 2 % an ruft ein weiterer Zusatz keine Viskositätssteigerung mehr hervor.

Dagegen ist der konzentrationsabhängige Viskositätsanstieg in Gegenwart von 0,5 % Tripolyphosphat nur gering. Mit steigender Gesamtsalzkonzentration wird der Viskositätsunterschied zum Brät, dem NaCl oder Grahamsches Salz zugefügt war, immer größer.

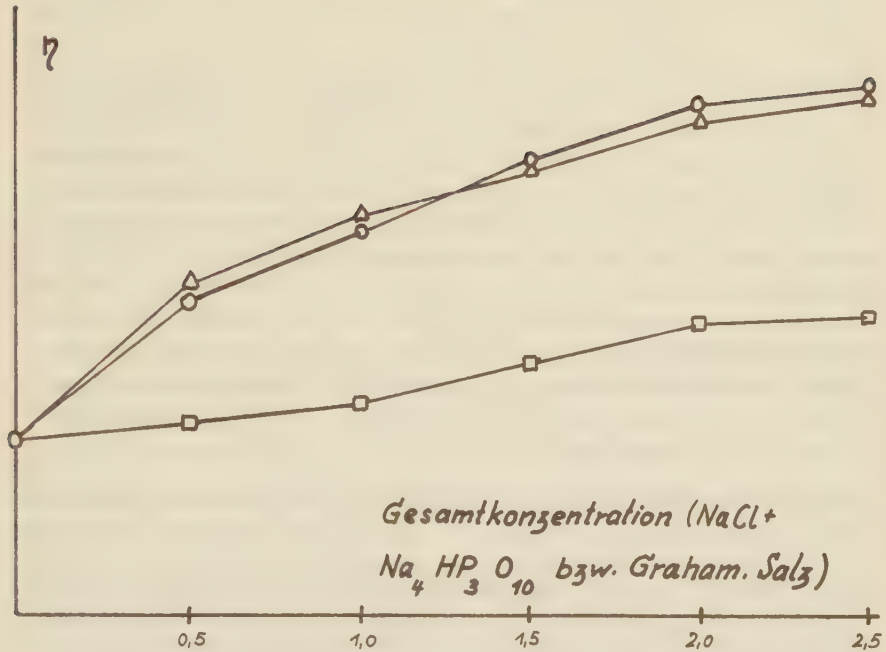


Abb. 4: Der Einfluß von 0,5 % NaCl, $\text{Na}_4\text{HP}_3\text{O}_{10}$ oder Grahamschen Salz auf die Viskosität von salzfreiem Brät bzw. von Brät, das vor dem Zusatz von 0,5 % des jeweiligen Salzes bereits eine Kochsalzgrundlage von 0,5, 1,0, 1,5 und 2,0 % hatte.

- — ○ Kochsalzbrät;
- △ — △ Brät, das neben der etwaigen Kochsalzgrundlage 0,5 % Grahamschen Salzes enthält;
- — □ Brät, das neben der etwaigen Kochsalzgrundlage 0,5 % Tetranatriumtripolyphosphat enthält.

D. Diskussion

Die Ursachen für das viskose Verhalten konzentrierter Lösungen hochpolymerer Fadenmoleküle sind noch wenig bekannt. (61). Das Brät ist darüber hinaus eine heterogene Masse, in der molekulardisperse Teilchen neben grobdispersen vorliegen, die sowohl hinsichtlich ihrer Größe als auch ihrer Gestalt ein breites Spektrum überspannen. Das Fließverhalten des Brätes darf deshalb insbesondere im Hinblick auf Einzelkomponenten nur mit großer Zurückhaltung interpretiert werden. Da jedoch das Aktomyosin den Hauptbestandteil des Fleisches darstellt und gegenüber Salzen als besonders reaktionsfähig gilt, und die übrigen Eiweißkörper sowohl ihrem Anteil nach als auch nach der Beeinflussbarkeit ihrer Viskosität durch Salze dagegen in den Hintergrund treten, erscheint es berechtigt, die Versuchsergebnisse als den Einfluß der Salze auf das Aktomyosin zu deuten.

Die Versuchsergebnisse zeigen, daß lediglich die niederkettigen Polyphosphate $\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$ und $\text{Na}_4\text{H}_2\text{P}_3\text{O}_{10}$ die Viskosität signifikant beeinflussen. Neben einer Erniedrigung der Viskosität zeigen die Fließkurven hierbei einen wesentlich steileren Verlauf als diejenigen der übrigen Salze und damit eine Verkürzung des Schubspannungsbereiches, in welchem Strukturviskosität herrscht. In Analogie zum Verhalten von verdünnten Aktomyosinlösungen, die mit Pyrophosphat versetzt wurden und deren Viskositätszahl dabei schlagartig auf den additiven Wert von Aktin und Myosin zurückging (8, 13, 138, 163, 196, 209) kann der Schluß gezogen werden, daß eine der Ursachen für den Viskositätsabfall des Polyphosphatbrätes die Dissoziation des Aktomyosins ist. Während nur ein relativ kleiner Teil des Aktomyosins molekulardispers vorliegt, ist ein großer Teil im Zustand eines Gels bzw. einer Gellösung.

F r i s c h und S i m h a (61) konnten beobachten, daß die Viskositätserscheinungen homogener konzentrierter Suspensionen und diejenigen von Lösungen weitgehend übereinstimmen, wenn es zur Ausbildung dreidimensionaler Netzwerke kommt, in deren Maschen weit mehr Flüssigkeit immobilisiert werden kann, als durch lineare Aggregation. Dadurch wird das freie Volumen verringert, in welchem sich die disperse Phase bewegen könnte (168) und es kommt zu einem starken Viskositätsanstieg. Nach B u e c h e (30) sind die Hochpolymeren erst von einem bestimmten Polymerisationsgrad ab in der Lage, Netzwerke zu bilden.

Das Aktomyosin hat, wie P e r r y, R e e d, A s t b u r y und S p a r k (5, 149) mehrmals zeigten, ebenfalls eine charakteristische Netzstruktur, welche jedoch bei Zusatz von ATP oder anderer Polyphosphate völlig verloren geht (8, 13, 163, 197). Der Viskositätsabfall im Brät dürfte somit in der Hauptsache durch den Verlust der netzförmigen Aktomyosinaggregation begründet sein.

Zur Erscheinung der Strukturviskosität kommt es dann, wenn der Orientierung der Teilchen ein Widerstand entgegenwirkt (186) und beim Fließen Aggregate zu zerstören sind (61, 89, 107, 128, 153). Die beim Polyphosphatbrät auftretende Verringerung der Strukturviskosität dürfte demnach ihren Grund darin haben, daß wie K o t t e r (107) schon ausführte, die strömungslabilen Assoziationen verringert werden und die Orientierung der Teilchen in Richtung der Strömung vorstatten geht. Die Netzwerkstruktur des Aktomyosins vermag der deformierenden und orientierenden Scherkraft einen wesentlich größeren Widerstand entgegenzusetzen, als das in seine Komponenten dissoziierte und damit desaggregierte Aktomyosin im Polyphosphatbrät.

Außer $\text{Na P}_2\text{O}_7$ und $\text{Na HP}_3\text{O}_{10}$ bewirkte keines der untersuchten Salze eine Viskositätserniedrigung im Brät.

Es ist bemerkenswert, daß sich auch das Grahamsche Salz, obwohl es ein kondensiertes Phosphat ist, in seiner Wirkung auf die Viskosität des Brätes nicht vom Kochsalz unterscheidet. Grahamsches Salz ist auch nicht wie die Polyphosphate zur Dissoziation des Aktomyosins befähigt (79). Durch sein starkes Erdalkalibindungsvermögen (182, 197) ist es sogar in der Lage, die dissoziierende Wirkung der Polyphosphate zu unterdrücken, indem es die freien Mg-Ionen bindet, deren Anwesenheit für die Aktomyosindissoziation obligat ist.

Die viskositätserniedrigenden Polyphosphate zeigen in ihrer Wirksamkeit deutliche Unterschiede. Das Tripolyphosphat erwies sich als wirksamer als das Pyrophosphat.

Ein Zusatz von Tripolyphosphat zu Brät, das aus schlachtwarmem Fleisch hergestellt wurde, bewirkt keine Viskositätserniedrigung gegenüber der Kochsalzkontrolle. Der Grund dafür ist in der Tatsache begründet, daß der im Fleisch noch vorhandene hohe ATP-Spiegel den Aktomyosinkomplex völlig dissoziiert hat (16, 18, 75, 123), so daß ein Zusatz an kondensierten Phosphaten in Bezug auf die Viskosität nicht zur Geltung kommen kann. Ist das Fleisch aber 48 Stunden gelagert und wird dem Brät $\text{Na HP}_3\text{O}_{10}$ zugesetzt, so stellt

sich die bekannte Viskositätserniedrigung wieder ein. Nach dieser Zeit ist infolge der p. m.-Vorgänge die ATP völlig abgebaut, (16, 18) so daß eine Aktomyosindissoziation nur nach Zusatz von Polyphosphaten eintritt. Jedoch erreicht der Viskositätsabfall weder bei Zusatz von Tripolyphosphat noch von Pyrophosphat die Viskositätswerte des Brätes aus schlachtwarmem Fleisch. Die Erklärung dafür ist nach den Untersuchungen von A c s, B i r o und S t r a u b (1) in der Tatsache zu suchen, daß die dissoziierende Wirkung der ATP auf den Aktomyosinkomplex größer ist, als die des Tripolyphosphates und diese wieder besser als die des Pyrophosphates.

Daß die Fließkurve des Tripolyphosphatbrätes aus gelagertem Fleisch sich in einer Versuchsreihe völlig mit der des Brätes aus frischem Fleisch deckte, liegt wahrscheinlich daran, daß im Zeitpunkt der Verarbeitung des Fleisches (7 Stunden p.m.) die ATP schon zu einem gewissen Teil abgebaut war. Nach B e n d a l l (18) soll der ATP-Abbau 8 Stunden p.m. bereits beendet sein.

Ein anderer Faktor, der die viskositätserniedrigende Wirkung der Phosphate stark beeinflußt, ist die Temperatur. Während Phosphatbrät bei $0 - 5^{\circ}\text{C}$ den bekannten Viskositätsabfall zeigt, fehlt diese Erniedrigung, wenn das Brät bei $+ 20^{\circ}\text{C}$ aufbewahrt wurde. Dieses Verhalten stimmt mit den Beobachtungen von A c s, B i r o und S t r a u b (1) sowie H a s s e l b a c h, H o f s c h n e i d e r, K a s p a r und L u t z (80) überein, wonach die kondensierten Phosphate ihr Optimum an dissoziierender Wirkung auf das Aktomyosin bei etwa 0°C haben und mit steigender Temperatur die Dissoziationswirkung abnimmt, um bei etwa $+ 20^{\circ}\text{C}$ völlig unwirksam zu werden.

Mit zunehmender Salzkonzentration im Brät steigt die Viskosität an. Der Anstieg mit NaCl und Grähamschem Salz verläuft gleichartig, während derjenige mit Tripolyphosphat davon stark abweicht. Der Viskositätsanstieg mit NaCl und Grähamschem Salz verläuft bei niedrigen Salzkonzentrationen steil und wird mit steigender Konzentration immer flacher. Dagegen nimmt die Viskosität in Gegenwart von Tripolyphosphat bei niedrigen Salzkonzentrationen nur sehr wenig zu und erreicht bei Konzentrationen zwischen 1 und 2 % ihren steilsten Anstieg und wird darüber sehr flach. Der Anstieg der Viskosität mit steigender Salzkonzentration kann wenigstens für die Konzentrationen von $0 - 1\%$ nicht mit einem Inlösungsgehen des Aktomyosins erklärt werden, da hierbei die Einsalzgrenze für Aktomyosin ($\mu \sim 0,35$) noch nicht überschritten ist. Als Ursache für den Viskositätsanstieg ist hierbei eine Immobilisierung von Lösungsmittel infolge Quellung anzunehmen. Nach den Ergebnissen dieser Untersuchungen heißt das, daß die Quellung durch Kochsalz und Grähamsches Salz wesentlich stärker gefördert wird, als durch Tripoly-

phosphat. K o t t e r (107) und S p e c k (181) haben in Quellungsversuchen tatsächlich feststellen können, daß NaCl die Quellung von Aktomyosin wesentlich stärker fördert, als Pyrophosphat. Während sich das Überschreiten der Einsalzgrenze für Aktomyosin im Viskositätsanstieg mit steigender NaCl- und Grahamschen Salz-Konzentration nicht bemerkbar macht (keine Änderung der Tendenz) hat es den Anschein, daß sich in Gegenwart von Tripolyphosphat zwischen den Salzkonzentrationen von 1 - 2 % ein leichter Anstieg der Viskosität bemerkbar macht, der mit dem vermehrten Inlösungsgehen von dissoziiertem Aktomyosin ursächlich zusammenhängen könnte. Eine Quellung setzt Strukturen voraus, in denen Flüssigkeit gebunden werden kann. Das nicht-dissoziierte Aktomyosin kann große Mengen Flüssigkeit binden, weil die Moleküle trotz vollständiger Solvatation nicht aus den gegenseitigen Attraktionssphären herauskönnen und in den intermolekularen Räumen zusätzlich Flüssigkeit durch Inklusion gebunden werden kann. Das dissoziierte Aktomyosin dagegen kann keine Netzstrukturen mehr bilden, so daß die Flüssigkeit, in der die Eiweißkörper gelöst sind, frei beweglich bleibt.

Die Unterstellung, daß das rheologische Verhalten des Brätes vor allem durch das Aktomyosin bestimmt wird, haben diese Versuche insoferne bestätigt, als die hier gemachten Beobachtungen weitgehend mit den Versuchsergebnissen an reinen Aktomyosinpräparationen übereinstimmen.

E. Zusammenfassung

1. Die Literatur über die Rheologie der hochpolymeren Stoffe und die verschiedenen Gerätetypen zur Messung der Viskosität sowie ihre Grundprinzipien wurden besprochen. Das Fließverhalten fibrillärer Muskeleiweißlösungen wurde hinsichtlich Ursachen und Einflüsse erörtert. Im letzten Abschnitt der Literaturbesprechung wurde auf die chemischen Veränderungen eingegangen, die im Fleisch p.m. stattfinden und das rheologische Verhalten des Fleischbreies beeinflussen.
2. Unter Einhaltung bestimmter Bedingungen bei der Herstellung des Brätes ist es möglich, das rheologische Verhalten anhand eines geeigneten Rotationsviskosimeters zu studieren.
3. Pyrophosphat und Tripolyphosphat führen im Gegensatz zu den übrigen untersuchten Salzen bei 0,5 %igem Zusatz zu einem Kochsalzbrät (2 %), das aus gelagertem Fleisch hergestellt worden war, zu einem starken Viskositätsabfall.
4. Die Viskosität des Brätes, das aus schlachtwarmem Fleisch hergestellt wurde, kann durch Zusatz von Polyphosphaten nicht weiter erniedrigt werden. Im Vergleich mit der Viskosität eines Phosphatbrätes aus gelagertem Fleisch, zeigt es eine noch niedrigere Viskosität. Von den untersuchten kondensierten Phosphaten ist die viskositätserniedrigende Wirkung des Tripolyphosphates bei gleichen Gewichtskonzentrationen besser, als diejenige des Pyrophosphates.
5. Pyrophosphat und Tripolyphosphat zeigen in ihrer Wirkung auf das Brät bei einer Temperatur von 0 - 5 °C ein Optimum, während bei + 20 °C durch sie eine Änderung im Fließverhalten nicht festgestellt werden konnte.
6. Bei salzfreiem oder schwach gesalzenen Fleischbreien führt ein 0,5 %iger Zusatz von NaCl bzw. anderen Salzen zu einem starken Viskositätsanstieg, der bei weiterer Zunahme der Salzkonzentration im Brät geringer wird und bei über 2 % nur noch sehr gering ist. Ein Zusatz von 0,5 % Tripolyphosphat ergibt mit steigender Kochsalzkonzentration eine immer größer werdende Differenz zwischen der Viskosität des Phosphatbrätes und der der entsprechenden Kochsalzprobe. Der Unterschied ist bei einer NaCl-Konzentration von etwa 2 % am größten.

7. Die Ursachen, die in den einzelnen Fällen das rheologische Verhalten der Bräte bestimmten, wurden erörtert.

F. Literaturverzeichnis

1. Ács, G., K.S. Biró und F. B. Straub: The Interaction Between Actomyosin and Polyphosphates. Hung. Acta Physiologica 2 (1949), 84;
2. Andrade, E.N. da C.: Viscosity of Liquids. Nature 125 (1930), 309, 582;
3. Ardenne, M. v. und H. H. Weber: Elektronenmikroskopische Untersuchungen des Muskeleiweißkörpers "Myosin". Kolloid-Z. 97 (1941), 322;
4. Ashley, C. A., A. Arasimavicius und G.M. Hass: Chemical Studies of Isolated Myofibrils in Vitro. I. The Role of Mg, Ca and Nitrogen-Phosphorus Partition in Contraction Induced with Adenosintriphosphate. Exper. Cell. Res. 10 (1956), 1;
5. Astbury, W. T., S.V. Perry, R. Reed und L.C. Spark: An Electron Microscope and X-Ray Study of Actin. Biochim. Biophys. Acta 1 (1947), 379;
6. Bailey, K.: Preparation of Various Myosins. Biochemic, Journ. 36 (1942), 121;
7. Bailey, K.: Tropomyosin: A New Asymmetric Protein Component of Muscle. Nature 157 (1946), 368;
8. Bailey, K.: Muscle Proteins. Brit. Med. Bull. 12 (1956), 183;
9. Bailey, K. und S.V. Perry: The Role of Sulphydril Groups in the Interaction of Myosin and Actin. Biochim. Biophys. Acta 1 (1947), 506;
10. Bailey, K. und B.B. Marsh: The Effect of Sulphydril Reagents on Glycolysis in Muscle Homogenate. Biochim. Biophys. Acta 9 (1952), 133;
11. Balenovic, K. und B. Straub: Über das Aktomyosin des Kaninchenmuskels. Stud. Inst. Me.d.Chem. Univ. Szeged 2 (1942), 17;

12. Banga, I.: The Phosphatase Activity of Myosin. Stud. Inst. Med. Che. Univ. Szeged 1 (1942), 27;
13. Banga, I. und A. Szent-Györgyi: Preparation and Properties of Myosin A and B. Stud. Inst. Med. Chem. Univ. Szeged 1 (1941/42), 5;
14. Bárány, M., K. Bárány, F. Guba, G. Köteles und E. Nagy: Über den Zustand des Aktins im Muskel. Acta Physiol. Acad. Scient. Hung 11 (1957), 145;
15. Bate-Smith, E.C. und J.R. Bendall: Rigor Mortis and Adenosinetriphosphate. J. Physiol. 106 (1947), 177;
16. Bate-Smith, E.C. und J.R. Bendall: Changes in Muscle After Death. Brit. Med. Bull 12 (1956), 230;
17. Bechtold, E.: Der praktische Fleischer. Hugel Matthes Verlag. Stuttgart 1953, II. Band;
18. Bendall, J.R.: The Shortening of Rabbit Muscles During Rigor Mortis: Its Relation to the Breakdown of Adenosinetriphosphate & Creatine Phosphate and to Muscular Contraction. J. Physiol. 114 (1951), 71;
19. Bendall, J.R.: Effect of Pyrophosphate on the Shortening of Muscle-Fibre Models in Presence of Adenosine Triphosphate. Nature 172 (1953), 586;
20. Bendall, J.R.: Further Observations on a Factor (the 'Marsh Factor) Effecting Relaxation of ATP-Shortened Muscle-Fibre Models, and the Effect of Ca and Mg-Ions Upon it. J. Physiol. 121 (1953), 232;
21. Bendall, J.R.: The Relaxing Effect of Myokinase on Muscle Fibres, its Identity with the 'Marsh Factor. Proc. Roy. Soc. B 142 (1954), 409;
22. Bingham, E.C. & H. Green: Paint a Plastic Material and not a Viscous Liquid; the Measurement of its Mobility and Yield Value. Proc. Amer. Soc. Test. Materials Pt. II 19 (1919), 640;

23. Bingham, E.C.: Fluidity and Plasticicity. Mc Graw. Hill
New York 1922 Pg 215;
24. Bosch, M.W.: Bijdrage tot de karakterisiering van Spieren
door elektrophorese. Proefschrift ter ver-
krijging van de Graad van doctor in de wis-
en natuurkunde van de rijksuniversiteit de
Utrecht 1951;
25. Bowen, W.J. und M. Gershfeld: The Effect of Monovalent Salts on the
Acceleration of Myosin B ATPase by Magnesium.
Biochim. Biophys. Acta 24 (1957), 315;
26. Bozler, E.: The Role of Phosphorcreatin and Adenosine-
Triphosphate in Muscular Contraction.
J. gen. Physiol. 37 (1953/54), 63;
27. Bozler, E.: The Effect of Polyphosphates and Magnesium on
the Mechanical Properties of Extracted Muscle
Fibres. J. gen. Physiol. 39 (1956), 789;
28. Brigs, F.N. und H. Portzehl: The Influence of Relaxing actor on the
pH Dependence of the ontraction of Muscle
Models. Biochim. Biophys. Acta 24 (1957),
482;
29. Buchthal, F., A. Deutsch, G.G. Knappeis und A. Munch-Petersen: On the
Effect of Adenosine Triphosphate on Myosin
Threads. Act. Physiol. Scand. 13 (1947), 167;
30. Bueche, F.: Viscosity, Self-Diffusion and Allied Affects
in Solid Polymers. J. chem. Physic. 20 (1952),
1959;
31. Bueche, F.: Visco-Elasticity of Polymetacrylates.
J. appl-Physic. 26 (1955), 738;
32. Buglia, G.: Über einige physikalisch-chemische Merkmale
der homogenisierten Milch.
Kolloid-Z. 2 (1908), 353;
33. Burgers, J.M.: On the Motion of Small Particles of Elongated
Form, Suspended in a Viscous Liquid. Verh.
Adad. Wetensch. Amsterdam I, 16 (1938) in Sec.
Rep. Viscosity & Plastic. chap. III, S. 113;

34. Contois, L.L. und Q.A. Tremontozzi: A Viscosity Study of Polyelectrolytes in the Presence of Added Salts.
J. Polym. Sci. 18 (1955), 479;
35. Couette, M.M.: Etudes sur le Frottement des Liquides.
Ann. chim. phys. 6 Sér. 21 (1890), 433;
36. Dainty, M., A. Kleinzeller, A.S.C. Lawrence, M. Miall, J. Needham, D.M. Needham und S.C. Shen: Studies on Anomalous Viscosity and Flow-Birefringence of Protein Solutions.
J. gen. Physiol. 26 (1942), 1, 355;
37. Doolittle, A.K.: Studies in Newtonian Flow. J. appl. Phys. 22 (1951), 1031, 1471;
38. Doolittle, A.K. und R.H. Peterson: Preparation and Physical Properties of a Series of n-Alkanes. J. Am. Chem. Soc. 73 (1951), 2145;
39. Dowell, C.M. Mc. und F.L. Usher: Viscosity and Rigidity in Suspensions of Fine Particles. Proc. Roy. Soc. A. 131 (1931), 409, 564;
40. Dubuisson, M. und L. Matthieu: Sur la Polymérisation de la G-Actine
Experientia 6 (1950), 103;
41. Dubuisson, M.: Sur la Répartition des Ions dans le Muscle Strié. Arch. Internat. Physiol. 52 (1942), 439;
42. Edsall, J.E.: Studies in the Physical Chemistry of Muscle Globulin. II. On some Physico-chemical Properties of Muscle Globulin (Myosin).
J. biol. Chem. 89 (1930), 289;
43. Edsall, J.E. und J.W. Mehl: The Effect of Denaturing Agents on Myosin. II. Viscosity and Double Refraction of Flow.
J. biol. Chem. 133 (1940), 409;
44. Einstein, A.: Eine neue Bestimmung der Moleküldimensionen.
Ann. Physik 19 (1906), 289;
45. Einstein, A.: Berichtigung zu meiner Arbeit: "Eine neue Bestimmung der Moleküldimensionen".
Ann. Physik 34 (1911), 591;

46. Engelhardt, W.A. und M.N. Ljubimova: Myosin and Adenosintriphosphatase.
Nature 144 (1939), 668;
47. Engelhardt, W.A.: Adenosintriphosphatase Properties of Myosin.
Advanc. Enzymology 6 (1946), 147;
48. Erdős, T.: Rigor, Contracture and ATP. Stud. Inst. Med.
Chem. Univ. Szeged 3 (1943), 51;
49. Ewell, R.H.: The Reaction Rate Theory of Viscosity and
some of its Applications. J. appl- Phys. 4
(1938), 283;
50. Eyring, H.: Viscosity, Plasticity and Diffusion as
Examples of Absolute Reaction Rates.
J. chem. Phys. 4 (1936), 283;
51. Feuer, G., E. Molnár, E. Pettkó und F.B. Straub: Studies on the Composi-
tion and Polymerisation of Actin. Hung.
Acta Physiol. 1 (1948), 150;
52. Flory, P.J.: Viscosity of Linear Polyesters. An Exact
Relationship Between Viscosity and Chain-
Length. J. Amer. Chem. Soc. 62 (1940), 1057;
53. Flory, P.J. und T.G. Fox: Treatment of Intrinsic Viscosities. J. Amer.
Chem. Soc. 73 (1951), 1904;
54. Fox, T.G. und P.J. Flory: Viscosity Molecular Weight and Viscosity
Temperature Relationship for Polystyrene
and Polyisobutylene. J. Am. Chem. Soc. 70
(1948), 2384;
55. Fox, F.G. und P.J. Flory: Intrinsic Viscosity Molecular Relationships
for Polyisobutylene. J. Phys. & Colloid.
Chem. 53 (1949), 197;
56. Fox, T.G. und J.C. Fox und P.J. Flory: The Effect of Rate of Shear on the
Viscosity of Dilute Solutions of Polyisobuty-
lene. J. Am. Chem. Soc. 73 (1951), 1901;
57. Fox, T.G. und P.J. Flory: Intrinsic Viscosity-Temperature Relationship
fpr Polyisobutylene in Various Solvents.
J. Am. Chem. Soc. 73 (1951), 1909;

58. Fox, T.G., S. Gratch und S. Loshaek: Viscosity Relationships for Polymers in the Bulk and in Concentrated Solution. In Eirich, F.R.: Rheology. Acad. Press, New York 1956, vol I, P 431;
59. Frank, H.R. und J.W. Breitenbach: Influence of Molecular Weight Distribution on the Intrinsic-Viscosity - Molecular Weight Relationship. J. Polym. Sci. 6 (1951), 609;
- 59a. Franke, H.: siehe 169
60. Freundlich, H.: Kapillarchemie. Adad. Verl. Ges. Leipzig 1932, 4. Aufl.;
61. Frischt, H.L. und R. Simha: The Viscosity of Colloidal Suspensions and Makromolecular Solutions. Eirich, F.R.: Rheology, Acad. Press, New York 1956, vol. I. P. 515;
62. Fritz, J.: Phosphat-Fibrisol als Brätzusatzmittel zu Fleischbrühwürsten. Fleischwirtsch. 1952, 300;
63. Fuoss, R.M. und U.P. Strauss: Polyelectrolytes: II. Poly-4-Vinylpyridonium Chloride and Poly-4-vinyl-N-n-butylpyridonium Bromide. J. Polym. Sci. 3 (1948), 246;
64. Fuoss, R.M. und U.P. Strauss: Electrostatic Interaction of Polyelectrolytes and Simple Electrolytes. J. Polym. Sci. 3 (1948), 602;
65. Fuoss, R.M. und D. Edelson: Polyelectrolytes VIII. J. Polym. Sci. 6 (1951), 523;
66. Goodall, M.C. und A.G. Szent-Györgyi: Relaxing Factors in Muscle. Nature 172, (1953), 84;
67. Grau, R.: Die Beeinflussung der Wasserbindung von Fleisch durch Zusatz von Salzen. Fleischwirtsch. 1952, 83;
68. Guba, F. und F.B. Straub: Note on the Viscosity of Myosin. Stud. Inst. Med. Chem. Univ. Szeged 3 (1943), 49;
69. Guba, F.: The Effect of Halogen Ions on F-Actin. Nature 165 (1950), 439;

70. Guth, E. und R. Simha: Untersuchungen über die Viskosität von Suspensionen und Lösungen. 3. Über die Viskosität von Kugelsuspensionen. Kolloid-Z. 74 (1936), 266.
71. Hagen, G.: Über die Bewegung des Wassers in engen zylindrischen Röhren. Ann. Physik 46 (1839), 423;
72. Hall, C.E., M.A. Jakus und F.O. Schmitt: An Investigation of Cross-Striations and Myosin Filaments in Muscle. Biol. Bull 90 (1946), 32;
73. Hamm, R.: Die Bindungsfestigkeit der Erdalkalien im Muskel und ihr Einfluß auf die Muskelhydratation. Bundesanstalt f. Fleischwirtsch. Kulmbach, Jahresbericht 1955, 92;
74. Hamm, R.: Fleischmineralien und Fleischqualität und ihre Bedeutung für Wasserbindung und Farbe des Fleisches. Fleischwirtsch. 8 (1956), 266, 340;
75. Hamm, R.: Über die Wirkung der Adenosintriphosphorsäure auf Hydratation und Rigidität des postmortalen Rindermuskels. Biochem. Z. 328 (1956), 309;
76. Hamoir, G.: Nouvelle Méthode de Séparation des Myosines et . Experientia 3 (1947), 498;
77. Hanson, J. und H.E. Huxley: Structural Basis of the Cross-Striation in Muscle. Nature 172 (1953), 530;
78. Hasselbach, W. und G. Schneider: Der L-Myosin- und Aktgehalt des Kaninchenmuskels. Biochem. Z. 321 (1951), 462;
79. Hasselbach, W.: Die Umwandlung von Aktomyosin-ATP-ase in L-Myosin ATP-ase durch Aktivatoren und die resultierenden Aktivierungseffekte. Z. Naturforschg. 7 b (1952), 163;
80. Hasselbach, W., H.P. Hofschneider, E. Kasper und R. Lutz: Die Sol-Gel-umwandlung von gereinigtem Aktomyosin und Myosin, während der Extraktion frischer und glyzerin-behandelter Muskelfaserin in Abhängigkeit von Ionalität, Ionenstärke und ATP. Z. Naturforschg. 8 b (1953), 205;

81. Hasselbach, W.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Muskelfibrillen bei totaler und partieller Extraktion des L-Myosins. Z. Naturforsch. 8 b (1953), 449;
82. Hasselbach, W. und H.H. Weber: Der Einfluß des MB-Faktors auf die Kontraktion des Fasermodells. Biochim. Biophys. Acta 11 (1953), 160;
83. Hatschek, E. und R.S. Jane: Die Viskosität von Suspensionen starrer Teilchen und ihre Abhängigkeit vom Schergefälle. Kolloid-Z. 40 (1926), 53;
84. Haurowitz, F.: Chemistry and Biology of Proteins. Acad. Press. New York 1950;
85. Heiss, R. und W. Bartusch: Über die rheologischen Eigenschaften von dunklen Schokolademassen. Fette, Seifen und Anstrichmittel 58 (1956), 868;
86. Hennecke, F.: Phosphatfreie Zusätze für Brüh- und Kochwürste. Allg. Fleischerz. 1954 vom 22. Mai;
87. Hermann, V. SZ.: On the Fixation of ATP by Metal-Myosinates. Hung. Acta Physiol. 1 (1946), 21;
88. Hermans, J.J.: Theretische Beschouwingen over de Viskositeit en de Stromings-Dubbelebreking in Oplösungen van makromoleculaire Stoffen. Physica 10 (1943), 777;
89. Hermans, J.J.: Beiträge zur Theorie der Viskosität der Lösungen makromolekularer Substanzen. Kolloidz. 106 (1944), 95;
90. Holleman, L.W.J., H.G. Bungenberg de Jong und R.S.T. Modderman: Der Einfluß einiger Neutralsalze und Nichtelektrolyte auf isoelektrisches Gelatinesol. Kolloidchem. Beih. 38 (1933), 439;
91. Houwink, R.: Zusammenhang zwischen viskosimetrisch und osmotisch bestimmten Polymerisationsgrad bei Hochpolymeren. Z. prakt. Chem. 157 (1940), 15;

92. Houwink, R. und K.H. Klaassens: Die Viskositäts-Konzentrationsabhängigkeit in konzentrierten Lösungen. Kolloidz. 99 (1942), 160;
93. Huggings, M.L.: The Viscosity of Dilute Solutions of Long-Chain Molecules. J. physic. Chem. 42 (1938), 911 und 43 (1939), 439;
94. Huxley, H.E.: The Ultra-Structure of Striated Muscle. Brit. Med. Bull. 12 (1956), 171;
95. Huxley, H.E. und J. Hanson: Quantitative Studies on the Structure of Cross-Striated Myofibrils. I. Investigation by Interference Microscopy. Biochim. Biophys. Acta 23 (1957), 229;
96. Jaisle, F.: Viskosität, Aktivität und Zusammensetzung künstlicher Aktomyosinmischungen. Biochem. Z. 321 (1951), 451;
97. Jakus, A. und C.E. Hall: Studies of Actin und Myosin. J. biol. Chem. 167 (1947), 705;
98. Joly, M., G. Schapira und J.C. Dreyfus: Length of Myosin Particles in Dilute Solutions Determined by Flow Birefringence. Arch. Biochem. Biophys. 59 (1955), 165;
99. Kagawan, J. und R.M. Fuoss: Viscometric Behaviour of Polyacrylate Ion in Concentrated Salt Solutions. J. Polym. Sci. 18 (1955), 535;
100. Katchalsky, A., O. Künzle und W. Kuhn: Behavior of Polyvalent Polymeric Ions in Solution. J. Polym. Sci. 5 (1950), 283;
101. Katchalsky, A. und H. Eisenberg: Molecular Weight of Polyacrylic and Poly-metacrylic Acid. J. Polym. Sci. 6 (1951), 145;
102. Kauzmann, W. und H. Eyring: The Viscous Flow of Large Molecules. J. Am. Chem. Soc. 62 (1940), 3113;
103. Kohlrausch, F.: Praktische Physik. Teubner Verlagsges. Stuttgart 1955, I. Band;

104. Kotter, L.: Über die Voraussetzungen, unter denen das Federscher Verfahren für die forensische Bewertung des Wassergehaltes in Wurstwaren herangezogen werden darf. Fleischwirtsch. 5 (1953), 267;
105. Kotter, L. und O. Prändl: Einfluß der Fleischzerkleinerung auf die Zustandsänderung der fibrillären Muskeleiweißkörper. Fleischwirtsch. 8, (1953), 688;
106. Kotter, L., O. Prändl und B. Rolle: Extraktion von Muskeleiweiß durch Salzlösungen. Mitt. Lebensmittelchem. gerichtl. Chem. 11 (1957), 53;
107. Kotter, L.: Über die Wirkung kondensierter Phosphate auf tierisches Eiweiß. Med. Vet. Habilitationsschrift, München 1957;
108. Kraemer, E.O. und W.D. Lansing: The Molecular Weights of Cellulose and Cellulose Derivates. J. physic. Chem. 39 (1935), 153;
109. Kuhn, W.: Über die Gestalt fadenförmiger Moleküle in Lösungen. Kolloidz. 68 (1943), 2;
110. Kuhn, W. und H. Kuhn: Die Frage nach der Aufrollung von Fadenmolekülen in strömender Lösung. Helv. chim. Acta. 26 (1943), 1394;
111. Kuhn, W. und H. Kuhn: Bedeutung beschränkt freier Drehbarkeit für die Viskosität und Strömungsdoppelbrechung von Fadenmoleküllösungen I. Helv. chim. Acta 28 (1945), 1533;
112. Kuhn, W. und H. Kuhn: Bedeutung beschränkt freier Drehbarkeit für die Viskosität und Strömungsdoppelbrechung von Fadenmoleküllösungen II. Helv. chim. Acta 29 (1946), 71;
113. Kuhn, W. und H. Kuhn: Modellmäßige Deutung der inneren Viskosität (Formzähigkeitskonstante) von Fadenmolekeln I und II. Helv. chim. Acta 29 (1946), 609, 830;

114. Kuhn, W. und H. Kuhn: Diffusion, Sedimentation und Viskosität bei Lösungen verzweigter Fadenmolekel. *Helv. chim. Acta* 30 (1947), 1233;
115. Kuhn, W., O. Künzle und A. Katchalsky: Verhalten polyvalenter Fadenmolekülonen in Lösung. *Helv. chim. Acta* 31 (1948), 1994;
116. Kumagai, H., S. Ebashi und F. Tadeka: Essential Relaxing Factor in Muscle other than Myokinase and Creatine Phosphokinase. *Nature* 176 (1955), 166;
117. Kuschinsky, G. und F. Turba: Über die Bedeutung von Sulphydrilgruppen für Prozesse am Aktomyosin. *Naturw.* 37 (1950), 425;
118. Kuschinsky, G. und F. Turba: Über den Chemismus von Zustandsänderungen des Aktomyosins. *Experientia* 6 (1950), 103;
119. Kuschinsky, G. und F. Turba: Über die Rolle der SH-Gruppen bei Vorgängen am Aktomyosin, Myosin und Aktin. *Biophys. Acta* 6 (1951), 426;
120. Ladenburg, R.: Über die innere Reibung zäher Flüssigkeiten und ihre Abhängigkeit vom Druck. *Ann. Physik* 22 (1907), 287;
121. Laki, K., W.J. Bowen und A. Clark: The Polymerisation of Proteins. Adenosine Triphosphate and the Polymerisation of Actin. *J. gen. Physiol.* 33 (1950), 437;
122. Laki, K. und W.R. Carroll: Skize of Myosin Molecule. *Nature* 175 (1955), 389;
123. Lawrie, R.A.: The Onset of Rigor Mortis in Various Muscles of the Braught Horse. *J. Physiol.* 121 (1953), 275;
124. Lerche, M.: Die Auswirkung der Phosphatzugabe auf Fleischwaren. *Fleischwirt.* 1951, 256;
125. Lorand, L.: "Adenosine Triphosphate Creatine Transphosphorylase" as Relaxing Factor of Muscle. *Nature* 172 (1953), 1181;

126. Lorand, L.: Redisperion of Actomyosin Superprecipitates with the Aid of Adenosine Triphosphate - Creatine. Transphosphorylase System. Arch. Biochem. Biophys. 59 (1955), 125;
127. Mark, H.: Der feste Körper. Leipzig 1938, S. 103
Adad. Verlagsges.;
128. Maron, S.H. und B.P. Madow: Rheology of Synthetic Latex. III. Concentration Dependence of Flow in Type III GR-S Latex. J. Colloid. Sci. 8 (1953), 130;
129. Marsch, B.B.: The Effects of Adenosine Triphosphate on the Fibre Volume of a Muscle Homogenate. Biochim. Biophys. Acta 9 (1952), 247;
130. Meyer, K.H. und H. H. Weber: Das kolloidale Verhalten der Muskeleiweißkörper. V. Das Mengenverhältnis der Muskeleiweißkörper in seiner Bedeutung für die Struktur des quergestreiften Kaninchenmuskels. Biochem. Z. 266 (1933), 137;
131. Möhler, K. und F. Kiermeier: Die Wirkung anorganischer Phosphate auf tierisches Eiweiß. III. Mitt. Der Einfluß auf die Konsistenz von Fleischbrät. Z. Lebensmitteluntersuchung u. Forschung 97 (1953), 100;
132. Mommaerts, W.F.H.M.: The Reaction between Actomyosin and Adenosinetriphosphate. J. gen. Physiol. 31 (1948), 361;
133. Mommaerts, W.F.H.M.: A Consideration of Experimental Facts Pertaining to the Primary Reaction in Muscular Activity. Biochim. Biophys. Acta 4 (1950), 50;
134. Mommaerts, W.F.H.M. und R.G. Parrish: Studies on Myosin. I. Preparation and Criteria of Purity. J. biol. Chem. 188 (1951), 545;
135. Mommaerts, W.F.H.M.: The Effect of Adenosinetriphosphate upon Actomyosin Solutions, Studied with a Recording Dual Beam Light.Scattering Photometer. J. gen. Physiol. 39 (1956), 821;

136. Mommaerts, W.F.H.M.; und J. Hanson: The Effect upon Actomyosin of Stoichiometric Amounts of Adenosinetriphosphate Regenerated in a Coupled Enzyme System. J. gen. Physiol. 39 (1956), 831;
137. Moos, C. und L. Lorand: Studies on the Biochemistry of Contraction and Relaxation in Glycerinated Muscle. The Effects of Phosphoenolpyruvate. Biochim. Biophys. Acta 24, (1957), 461;
138. Needham, J., S.C. Shen, D.M. Needham und A.S.C. Lawrence: Myosin Birefringence and Adenylpyrophosphate. Nature 147 (1941), 766;
139. Niedergeskerke, R.: Local Muscular Shortening by Intracellularly Applied Calcium. J. Physiol. 123 (1955), 12P;
140. Oldroyd, J.G.: Rectilinear Flow of Non-Bingham Plastic Solids and Non-Newtonian Viscous Liquids. Proc. Cambr. Phil. Soc. 47 (1951), 410;
141. Oldroyd, J.G.: Non-Newtonian Flow of Liquids and Solids in Eirich, F.R.: Rheology Acad. Press, New York 1956, vol. I, P 653;
142. Ostwald, W.: Zur Viskosimetrie kolloider Lösungen. Z. physik. Chem. 111 (1924), 62;
143. Ostwald, W. und F. Piekenbrock: Beiträge zur kolloidchemisch. Kennzeichnung technischer Tone und Kaoline. Kolloidchem. Beih. 19 (1924), 138;
144. Ostwald, W.: Zur Theorie der Viskosimetrie kolloider Systeme, Kolloidz. 43 (1927), 190;
145. Ostwald, W.: Physikalisch-chemische Metastasen. Kolloidz. 100 (1942), 2;
146. Ostwald, W.: Über die Form der Funktion zwischen Viskosität und Teilchengröße, insbesondere in Lösungen eukolloider Stoffe. Kolloidz. 106 (1944), 1;
147. Pals, D.T.F. und J.J. Hermans: Concentration Dependence of Viscosity of Sodium Pectinate in Solutions of NaCl. J. Polym. Sci. 3 (1948), 897;

148. Parrish, R.G. und W.F.H.M. Mommaerts: Studies of Myosin. II. Some Molecular-Kinetic Data. J. biol. Chem. 209 (1954), 941;
149. Perry, S.V., R. Reed, W.T. Astbury und L.C. Spark: An Electron Microscope and X-Ray Study of the Synaeresis of Actomyosin. Biochim. Biophys. Acta 2 (1948), 674;
150. Perry, S.V.: The Adenosinetriphosphatase Activity of Myofibrils Isolated from Skeletal Muscle. Biochim. J. 48 (1951), 257;
151. Perry, S.V.: Relation between Chemical and Contractile Function and Structure of Skeletal Muscle Cell. Physiol. Reviews 36 (1956), 188;
152. Perry, S.V.: Interactions of Actomyosin and Adenosinetriphosphate. Brit. Med. Bull. 12 (1956), 188;
153. Peter, S.: Zur Theorie der Strukturviskosität. Kolloidz. 114 (1949), 44;
154. Peterlin, A.: Bestimmung der Größe und des Achsenverhältnisses von ellipsoidförmigen starren Teilchen, aus der inneren Reibung verdünnter Suspensionen. Kolloidz. 86 (1939), 230;
155. Peterlin, A.: Viskosität in Stuart, H.A.: Physik der Hochpolymeren. Springer Verlag, Berlin: Göttingen/Heidelberg 1953, II Band, S. 280;
156. Peterlin, A.: Viskosität und Form in Stuart, H.A.: Physik der Hochpolymeren. Springer Verlag Berlin/Göttingen/Heidelberg 1953, II. Bd. S. 535;
157. Philippoff, W.: Viskosität der Kolloide. Steinkopff-Verlag, Dresden-Leipzig 1942;
158. Philpott, D.E. und A.G. Szent-Györgyi: The Structure of Light-Meromyosin. An Electron Microscopy Study. Biochim. Biophys. Acta 15 (1954), 165;
159. Pilz, P.: Über spezielle Probleme der Zerkleinerungstechnik von Weichstoffen. Forschungs Bericht Wirtschafts- und Verkehrsminist. Nordrheinland-Westfalen Nr. 136;

160. Poiseuille, J.L.M.: Recherches Expérimentales sur le Mouvement des Liquides dans les Tubes des Très Petits Diamètres. *Comptes Rendus* 11 (1840), 961;
161. Polis, D. und O. Meyerhof: Studies on Adenosinetriphosphatase in Muscle. I. Concentration on the Enzyme on Myosin J. Biol. Chem. 169 (1947), 389;
162. Polson, A.: Über die Berechnung der Gestalt von Proteinmolekülen. *Kolloidz.* 88 (1939), 51;
163. Portzehl, H., G. Schramm und H.H. Weber: Aktomyosin und seine Komponenten. I. Mitt. *Z. Naturf.* 5 b (1950), 61 und 123;
164. Portzehl, H.: Masse und Maße des L-Myosins. *Z. Naturf.* 5 b (1950), 75;
165. Portzehl, H.: Der Arbeitszyklus geordneter Aktomyosinsysteme. (Muskel und Muskelmodelle). *Z. Naturf.* 7 b (1952), 1;
166. Portzehl, H.: Bewirkt das System Phosphokreatin-Phosphokinase die Erschlaffung des lebenden Muskels? *Biochim. Biophys. Acta* 24 (1957), 474;
167. Reiner, M.: *Microrheology and Macrorheology.*
In Eirich, F.R.: *Rheology*, Acad. Press New York 1956, vol. I, P 1;
168. Robinson, J.V.: Viscosity of Suspensions of Spheres. *J. Phys. & Coll. Chem.* 53 (1949), 1042;
169. Römpp, H.: *Lexikon der Physik.* Francksche Verlag-Stuttgart 1950;
170. Rozsa, G., A. Szent-Györgyi und R.W.G. Wyckoff: The Electron Microscopy of F-Actin. *Biochim. Biophys. Acta* 3 (1949), 561;
171. Rozsa, G. und S.S. Spicer: Electron Microscopy of Actomyosin. *Biochim. Biophys. Acta* 9 (1952), 584;
172. Sadron, G.: Relation of Intrinsic Viscosity of Polymer Solutions to Degree of Polymerisation and Temperature. *J. Polym. Sci.* 3 (1948), 812;

173. Sarkar, N.K.: The Effect of Ions and ATP on Myosin and Actomyosin. *Enzymologia* 14 (1950), 237;
174. Sarkar, N.K.: Effects of Salts on the Isoelectric Points of Myosin. *Enzymologia* 15 (1951), 1;
175. Schulz, G.V. und F. Flaschke: Eine Gleichung zur Berechnung der Viskositätszahl für sehr kleine Konzentrationen. *Z. prakt. Chem.* 158 (1941), 131;
176. Scott, R.L., W.C. Carter und M. Magat: Viscosity-Molecular Weight Relations for Various Synthetic Rubbers. *J. Am. Chem. Soc.* 71 (1949), 220;
177. Signer, R.: Über die Strömungsdoppelbrechung der Molekülkolloide. *Z. phys. Chem.* 150 (1930), 257;
178. Simha, R.: A Treatment of the Viscosity of Concentrated Suspensions. *J. appl. Phys.* 23 (1952), 1020;
179. Smoluchowski, M.v.: Theoretische Bemerkungen über die Viskosität der Kolloide. *Kolloidz.* 18 (1948), 190;
180. Snellmann, O. und T. Erdös: An Electron Microscope Study of Myosin, Actin and Actomyosin. *Biochim. Biophys. Acta* 2 (1948), 660;
181. Speck, E.: Über die Quellwirkung verschiedener Salze auf zerkleinerte Kaninchenmuskulatur bei niederen Ionenstärken. *Vet. Diss. München* 1957;
182. Spicer, S. und W.J. Bowen: Reactions of Inosine- and Adenosinetriphosphates with Actomyosin and Myosin. *J. biol. Chem.* 188 (1951), 741;
183. Spicer, S. und V.K. Weise: Studies on Myosin Aggregation. *Arch. Biochem. Biophys.* 59 (1955), 345;
184. Staudinger, H.: Viskositätsuntersuchungen an Molekülkolloiden. *Kolloidz.* 51 (1930), 71;
185. Staudinger, H. und W. Heuer: Beziehungen zwischen Viskosität und Molekulargewicht bei Polystyrol. *Bericht dtsh. chem. Ges.* 63 (1930), 222;

186. Staudinger, H.: Organische Kolloidchemie. Vieweg Verl. Braunschweig 1950;
187. Staudinger, H. und M. Staudinger: Die makromolekulare Chemie und ihre Bedeutung für die Protoplasmaforschung. Protoplasmatologia I. Band 1954, 1;
188. Staudinger, H.: Über die Grundlagen der makromolekularen Chemie. Verh. Ges. dtsh. Naturforscher und Ärzte 98 (1955), 1;
189. Straub, F.B.: Reaction of Adenyltriphosphate with Myosin. A. Stud. Inst. Med. Chem. Univ. Szeged 1 (1941), 43;
190. Straub, F.B.: Actin. Stud. Inst. Med. Chem. Univ. Szeged 2 (1942), 3;
191. Straub, F.B.: Actin. Stud. Inst. Med. Chem. Univ. Szeged 3 (1943), 23;
192. Straub, F.B.: On the Specificity of the ATP-Effect. Stud. Inst. Med. Chem. Univ. Szeged 3 (1943), 38;
193. Straub, F.B., G. Feuer und J. Lajos: Effects of Drugs on Actin. Nature 162 (1948), 217;
194. Straub, F.B. und G. Feuer: Adenosinetriphosphate the Functional Group of Actin. Biochim. Biophys. Acta 4 (1950), 455;
195. Strauß, U.P. und R.M. Fuoss: Polyelectrolytes in Stuart. H.A.: Physik der Hochpolymeren. II. Bd. Springer Verlag Berlin/Göttingen/Heidelberg 1953;
196. Szent-Györgyi, A.: Studies on Muscle. Acta Physiol. Scand. 9 (1945) Suppl. XXV;
197. Szent-Györgyi, A.: Chemistry of Muscular Contraction. Acad. Press New York 1951;
198. Szent-Györgyi, A.G.: Meromyosins, the Subunits of Myosins. Arch. Biochem. Biophys. 42 (1953), 305;
199. Szent-Györgyi, A.G.: Structural and Functional Aspects of Myosin. Advanc. Enzymol. 16 (1955), 313;

200. Szent-Györgyi, A.G., D. Mazia und A. Szent-Györgyi: On the Nature of the Cross-Striation of Body Muscle. *Biochim. Biophys. Acta* 16 (1955), 339;
201. Szent-Györgyi, A.G. und M. Borbiero: Depolymerisation of Light-Meromyosin by Urey. *Arch. Biochem. Biophys.* 60 (1956), 180;
202. Tsao, T.C., K. Bailey und G.S. Adair: The Size, Shape and Aggregation of Trompomyosin Particles. *Bioch. J.* 49 (1951), 27;
203. Tsai, T.C. und K. Bailey: The Extraction, Purification and some Chemical Properties of Actin. *Biochim. Biophys. Acta* 11 (1953), 102;
204. Tsao, T.C.: The Molecular Dimensions and the Monomer - Dimer Transformation of Actin. *Biochim. Biophys. Acta* 11 (1953), 227;
205. Tsao, T.C.: The Interaction of Actin, Myosin and Adenosine Triphosphate. *Biochim. Biophys. Acta* 11 (1953), 236;
206. Tsao, T.C.: Fragmentation of Myosin Molecule. *Biochim. Biophys. Acta* 11 (1953), 368;
207. Umstätter, H.: Einführung in die Viskosimetrie und Rheometrie. Springer Verlag Berlin/Göttingen/Heidelberg 1952;
208. Wachholz, F. und W.K. Asbeck: Ein neues Verfahren zur Bestimmung der Viskosität bei hohen Schubspannungen und definierten Schergeschwindigkeiten. *Kolloidz.* 93 (1940), 280;
209. Weber, A.: Ultracentrifugal Separation of L-Myosin and Actin in an Actomyosin Sol under the Influence of ATP. *Biochim. Biophys. Acta* 19 (1956), 345;
210. Weber, H.H.: Die Muskeleiweißkörper und der Feinbau des Skelettmuskels. *Ergebn. Physiol.* 36 (1934), 109;
211. Weber, H.H.: Muskeleiweißkörper und Eigenschaften des Muskels. *Naturw.* 27 (1939), 33;

212. Weber, H.H.: Muskelproteine. Biochim. Biophys. Acta 4 (1950), 12;
213. Weber, H.H.: Die Aktomyosinmodelle und der Kontraktionszyklus des Muskels. Z. Elektrochem. 55 (1951), 511;
214. Weber, H.H. und B.v. Kerékjártó: Technisches über Kolloidmessungen. Der Gültigkeitsbereich der Arrheniusformel und ihre Bedeutung für die Vorausberechnung der Viskosität von Mischungen zweiter Kolloide. Naturf. 7 b (1952), 94;
215. Weber, H.H. und H. Portzehl: Kontraktion und ATP-Zyklus der fibrillären Proteine des Muskels. Ergebn. Physiol. 47 (1952), 369;
216. Wiegner, G.: Über die Änderung einiger physikalischer Eigenschaften der Kuhmilch mit der Zerteilung ihrer dispersen Phase. Kolloidz. 15 (1914), 105;
217. Winkler, H.G.F.: Thixotropie von Mineralpulvern mikroskopischer Größe. Kolloidchem. Beih. 48 (1938), 341.

Am Ende meiner Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht,
Herrn Professor Dr. H. S e d l m e i e r für die Über-
lassung des Themas meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Herrn Privatdozent Dr. L. K o t t e r und Herrn Dr. O.
P r ä n d l habe ich für zahlreiche Anregungen und die
gewährte Unterstützung zu danken.

Lebenslauf

Am 28. Februar 1932 bin ich, Georg Bentele, als Sohn des Bundesbahnangestellten Josef Bentele und seiner Ehefrau Susanna, geb. Bentele in Horgau, Kreis Augsburg geboren.

Nach vierjährigem Besuch der Volksschule trat ich in die Oberrealschule Augsburg über und absolvierte dort im Sommer 1951. Im Sommer 1952 begann ich mit dem tiermedizinischen Studium an der Ludwig-Maximilians-Universität München und bestand im Dezember 1956 das Staatsexamen. Daran anschließend leistete ich drei Monate meiner Praktikantenzeit am Institut für Nahrungsmittelkunde ab und bin zur Zeit als Praktikant bei Dr. Falter, Marktbreit, tätig.

